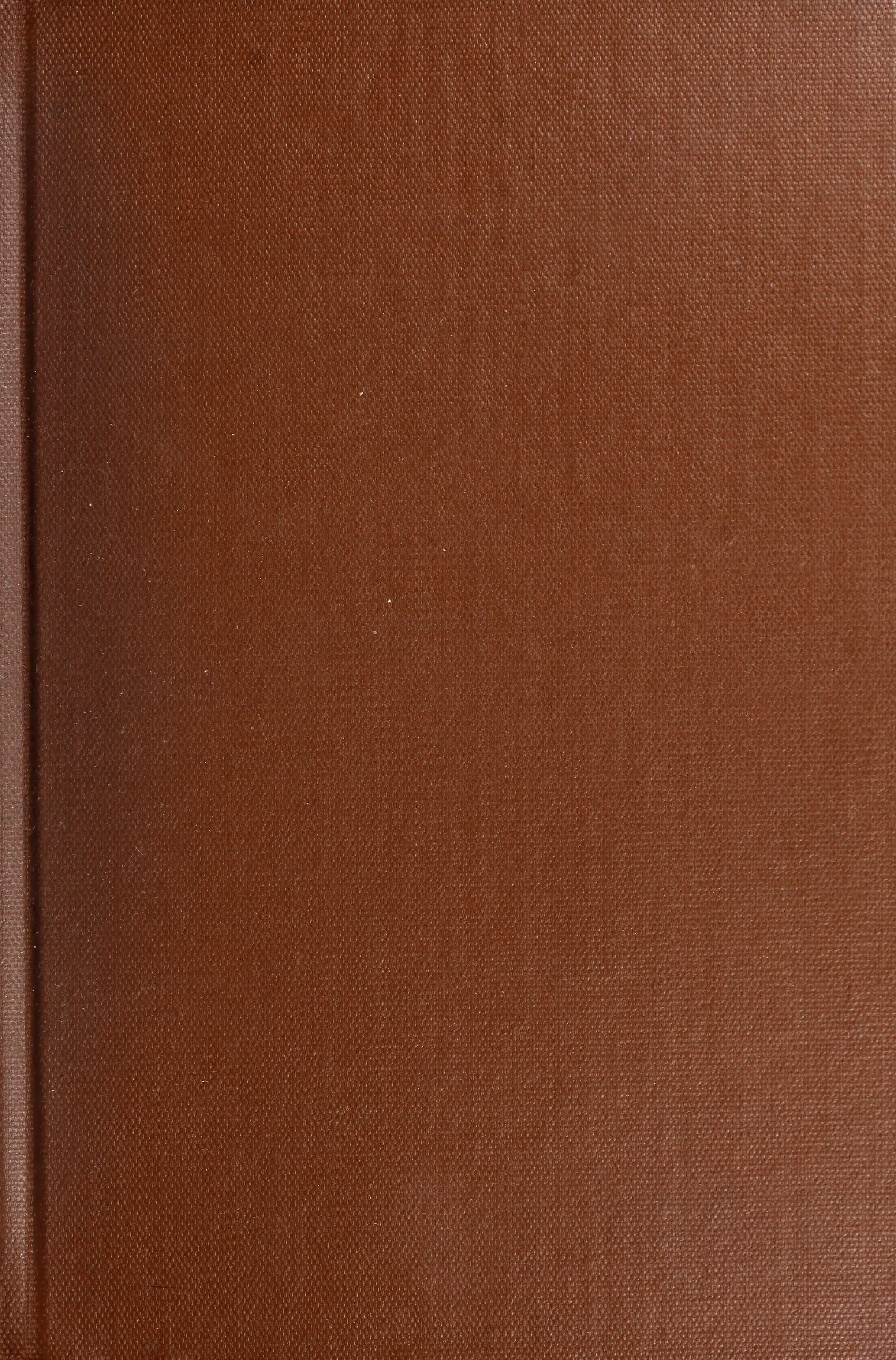
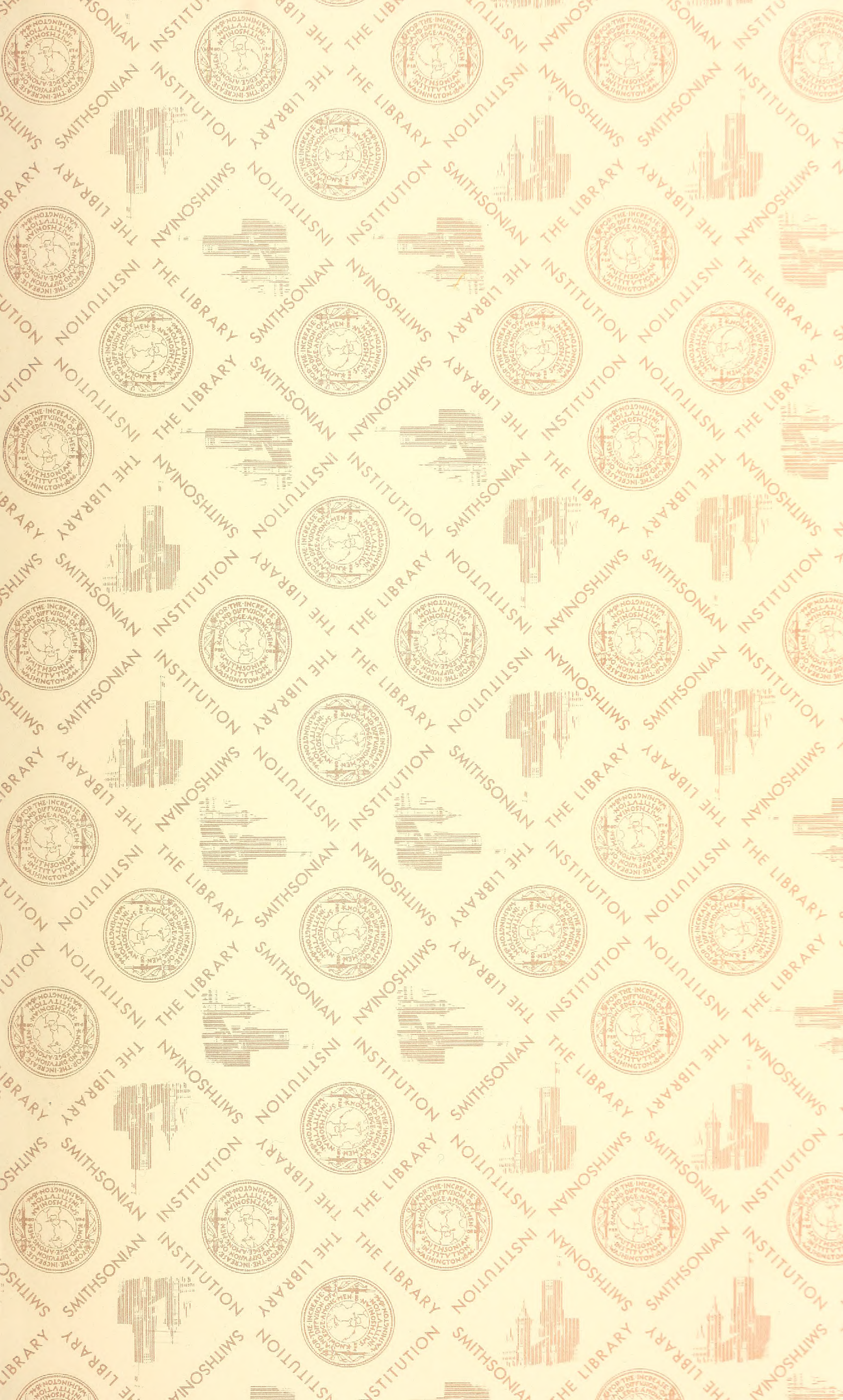












ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · 1966

Mit 253 Abbildungen



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

LANDWIRTSCHAFT · VETERINÄRMEDIZIN · GARTENBAU · FORSTWESEN · JAGD UND FISCHEREI

HAMBURG 1 · SPITALERSTRASSE 12

INHALT

I. Wissenschaftliche Originalarbeiten

II. Bekanntmachungen

III. Schriftenschau

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · HEFT 1

Februar 1966





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Dieses Heft enthält eine Beilage des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren, die durch Überlassung des Vervielfältigungsrechtes an Dritte entstehen, im Namen des Verfassers geltend zu machen.

Sonderdruck: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 76,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 15,80 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 31 (1966), H. 1, S. 1–80

Zum Liegeverhalten des Weißschwanzgnus (*Connochaetes gnou* Zimmermann, 1780)[1]

Von Fritz Walther

Aus dem Zoologischen Garten Zürich — Direktor: Prof. Dr. H. Hediger

Eingang des Ms. 6. 10. 1964

Der m. W. zuerst von Hediger (1954) nachdrücklich betonte Grundsatz, in der Tierpsychologie vom „Prinzip der Sparsamkeit" nicht erst bei der Interpretation, sondern bereits bei der Fragestellung Gebrauch zu machen, hat sich seither stets aufs neue bewährt. So führte auch die nähere Untersuchung eines so selbstverständlich, ja geradezu langweilig erscheinenden Verhaltens, wie es das Liegen der Horntiere ist, zu ganz überraschend vielseitigen Ergebnissen. Im Rahmen von Schilderungen des Verhaltens vom Dibatag (Walther, 1963) und von *Tragelaphus*-Arten (Walther, 1964) habe ich dazu bereits einiges mitgeteilt. Die folgende kleine Studie soll dieses Material bestätigen, ergänzen und weiterführen. Die Weißschwanzgnus erschienen mir dazu besonders geeignet, weil bei ihnen – namentlich in den Liegestellungen und im Demutliegen – einige interessante Besonderheiten auftreten und sie zu den verhältnismäßig wenigen Horntierarten zählen, die sich wälzen. Gerade das Wälzen, ein Komfort-Verhalten, weist aber enge Beziehungen zum Liegen auf und sollte daher einmal im Zusammenhang damit betrachtet werden.

Die folgenden Befunde stützen sich auf Beobachtungen an den 1,3 Weißschwanzgnus des Zürcher Zoologischen Gartens vom Mai bis Juli 1964. Hinzu kommen ergänzend Beobachtungen an 1,8 Weißschwanzgnus im Münchener Tierpark Hellabrunn im Juli und August 1958 und an 1,4 Tieren im Frankfurter Zoo im Mai und Juli 1959.

Mein aufrichtiger Dank gilt Herrn Prof. Dr. H. Hediger (Zoo Zürich) und der Schweizer Gertrud-Rüegg-Stiftung, die mir meinen Aufenthalt und meine Arbeit am Zürcher Zoo ermöglichten.

Ich habe ferner zu danken den Herren Dir. Prof. Dr. B. Grzimek und Dr. R. Faust (Frankfurt a. M.), Dir. H. Heck und Dir. M. Zoll (München) und Herrn F. Bucher (Zürich), sowie dem Personal aller genannten Zoologischen Gärten, das mich stets aufs freundlichste unterstützte.

1. Hinlegen und Aufstehen

Die Einleitung zum Niederlegen kann in der Intensität und Ausführlichkeit recht unterschiedlich sein. Ich schildere zunächst den ausgeprägten Fall.

Dabei senkt ein Weißschwanzgnu den Kopf zu Boden und versammelt die Läufe unter dem Leib. Die Nase berührt die Erde oder bleibt 10 bis 20 cm davon entfernt. Manchmal bläst das Tier dann Atem in heftigem Stoß gegen den Grund, so daß der Staub aufwirbelt. Es tritt um die eigene Achse, steht wieder still und hebt stampfend ein Vorderbein. Schließlich scharrt es mehrfach mit einem Vorderlauf und wiederholt das eventuell nach einer Pause.

Das Hinlegen selbst geht hier sehr rasch. Fast gleichzeitig bricht das Gnu auf beiden Vorderbeinen zum Stütz auf die Carpalgelenke nieder und zieht die Schnauze zur Brust hin an. Die Nüsternregion kann dabei den Boden berühren, ebenso die nach vorn aus-

[1] Mit Unterstützung der Gertrud-Rüegg-Stiftung

schwingende Rundung der Hörner. Dies kann zum Bodenforkeln führen, wobei das Gnu nicht selten noch 1 bis 2 m auf den Carpalgelenken nach vorn rutscht. Dann greift ein Hinterlauf rasch zwischen die Metacarpalen, und das Tier läßt sich hinten schnell, fast fallend, nieder. Zuletzt knickt es in den Vorderläufen vollständig ein, so daß die Brust zu Boden kommt.

Wie bereits gesagt, gibt es zu diesem „Grundschema" zahlreiche Variationen.

Wirklich obligatorisch sind an Initialhandlungen nur Kopf-tief-Halten und Versammeln der Läufe. Fakultativ sind Herumtreten um die eigene Achse, Stampfen und Scharren. Letzteres ist in der Mehrzahl der Fälle üblich, jedoch — wie beschrieben — meist nur einseitig. Aufeinanderfolgendes Scharren mit beiden Vorderläufen sah ich vor dem Liegen nur ganz ausnahmsweise. Ferner können beim Niederlegen die Berührung des Bodens mit Nase und Hörnern und erst recht das Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen fehlen.

Während längerer Ruheperioden stehen die Tiere manchmal kurzfristig auf und tun sich dann erneut unter Seitenwechsel nieder. Dabei können sämtliche „Präliminarien" fehlen.

Beim Aufstehen stemmt sich ein Gnu hinten voll hoch und erhebt sich fast gleichzeitig vorn zum Stütz auf die Carpalgelenke. Es zieht einen Vorderlauf nach vorn heraus und setzt den Huf auf. Während es sich so vorn aufrichtet, tritt es gleichzeitig mit dem zweiten Vorderfuß auf.

Erheben sich die Tiere nach längerem Liegen, so strecken und/oder schütteln sie sich meistens. Anschließend putzen und kratzen sie sich und geben Harn oder Kot ab.

Im Liegen können sie wiederkauen, sämtliche Handlungen der Körperpflege ausführen und auch gegebenenfalls durch Kopfwerfen drohen.

2. Wälzen

Die Einleitungshandlungen zum Sich-Wälzen gleichen völlig denen zum Niederlegen, nur verlaufen sie ganz überwiegend gemäß der höchsten Intensitätsstufe (S. 1). Auch scharren die Tiere dabei meist abwechselnd mit den Vorderläufen, z. B. erst mehrfach rechts, dann mehrfach links, eventuell noch einmal mehrfach rechts usw. Auch das Niederlegen geschieht in der gleichen Weise wie zum Ruhen, auch hier aber meist mit der größtmöglichen Heftigkeit, also unter Aufsetzen von Nase und Hörnern, Bodenforkeln und Vorrutschen auf den Carpalgelenken.

Bei einiger Übung kann man stets, während ein Gnu sich niederlegt, eine Prognose stellen, ob es sich anschließend wälzen oder ruhen wird. Diese Voraussage trifft ungefähr in 90% der Fälle zu. Beim Rest, bei dem also das Gegenteil des Erwarteten eintraf, hatte ich den sehr bestimmten Eindruck, daß nicht die Prognose falsch war, sondern daß es sich das Tier im letzten Augenblick „anders überlegt" hatte. Besonders deutlich war das dann, wenn man auf Grund der Initialhandlungen die Diagnose „Niederlegen, um zu ruhen" gestellt hatte. Wälzte sich das Gnu dann doch, so geschah das nämlich nicht — wie sonst — sofort nach dem Niedergehen, sondern nachdem es ein paar Sekunden oder sogar ein paar Minuten zunächst ruhig gelegen hatte.

Hat sich ein Gnu zum Wälzen niedergelassen, so wirft es sich anschließend auf die Seite und wälzt sich unter schnellenden Bewegungen der Extremitäten, vor allem der Hinterläufe, richtet sich wieder zur normalen Liegestellung („Sitzen") auf, wirft sich auf die andere Seite und wälzt sich erneut. Es liegt dabei also vorwiegend auf der Seite. Nur bei sehr intensivem Wälzen können die Gnus völlig auf dem Rücken liegen und alle vier Beine in die Luft strecken (Abb. 1). Dann bohren sie auch u. U. die Spitzen der krummen Hörner in die Erde und stoßen sich damit ab. Ein Überrollen über den Rücken, z. B. von der linken auf die rechte Seite, aber habe ich nie gesehen, vielmehr

ging der Seitenwechsel stets über das Sitzen vonstatten.

Gewissermaßen eine „Abkürzung“ des Wälzens ist das Halsreiben. Dabei streckt ein liegendes Tier Hals und Kopf lang nach vorn, so daß Kinn, Kehle und die Unterseite des Halses auf dem Boden liegen, und reibt diese dann mit fegenden Bewegungen nach links und rechts hin und her. Den Kopf kann es dabei drehen und so auch die Wange am Boden reiben. Anschließend an das Wälzen stehen die Tiere häufig auf und schütteln sich, wobei sie den Kopf ein wenig vorstrecken, im übrigen aber keine besondere Haltung einnehmen. Um das einleitende Bodenforkeln und das Rutschen auf den Carpalgelenken ein wenig besser zu verstehen, sei bereits hier darauf hingewiesen, daß die Gnus sich noch in einem 3. „Funktionskreis“ in gleicher Weise vorn niederlassen wie beim Hinlegen und Sich-Wälzen, nämlich beim Kampf. Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen sind dort autochthon als Drohform und Angriffsintention.



Abb. 1. Sehr intensives Wälzen (Zoo Frankfurt a. M.)

3. Liegestellungen

An Liegestellungen finden sich die bei Boviden übliche „Sitzstellung“ (Walther 1964) sowie das seitliche Rückwärtswenden des Halses und Kopfes, wobei die Schnauze neben den Hinterlauf oder in die Schenkelbeuge zu liegen kommt. Auf die Kruppe oder oben auf den Schenkel legen erwachsene Gnus das Haupt nicht. Wie die meisten anderen Horntiere strecken sie im Liegen auch Hals und Kopf nach vorn, wobei sie Hals und Kehle voll auf die Erde legen können, ebenso oft sich aber auch nur mit dem Kinn aufstützen (Abb. 2 a). Während z. B. *Tragelaphus*-Arten (Walther 1964) ausgesprochen selten flach – also auch mit Hals und Kopf – auf der Seite liegen, ist dies bei Weiß-

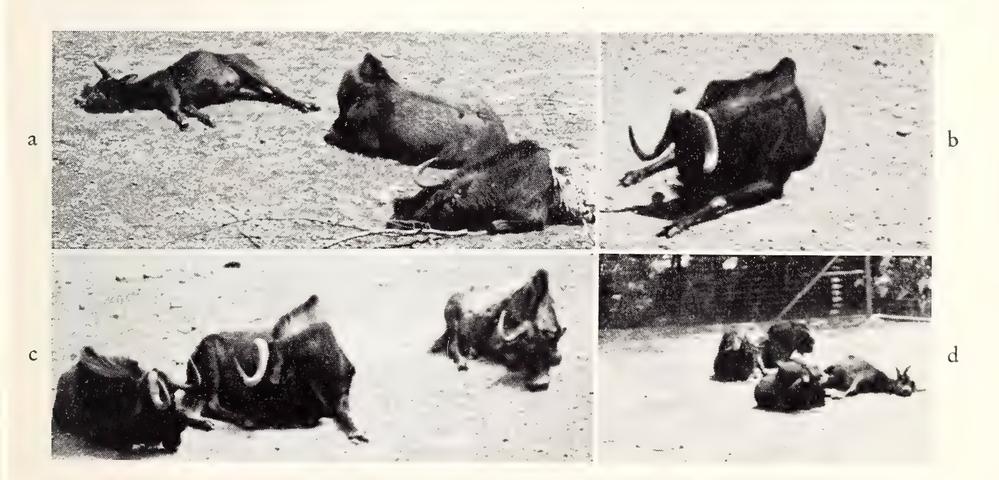


Abb. 2. Liegestellungen und -formationen (Zoo Zürich) — a. Liegen auf der Seite (links) und mit vorgestrecktem Hals (rechts), b. Aufstützen der Schnauze und Vorstrecken eines Vorderlaufes, c. Kettenformation. „Sitzstellung“ (links), Seitwärts-Wenden des aufgestützten Kopfes (Mitte), d. Pulkformation. Die beiden hinteren Tiere im 90°-Stern

schwanzgnus im Zoo gang und gäbe (Abb. 2 a). Dazu müssen die Tiere sich allerdings völlig sicher fühlen. Nach Beobachtungen an Weißbartgnus *(Connochaetes taurinus)* ist das in Freiheit bei Erwachsenen recht selten, häufiger aber bei Jungtieren.

Liegen die Gnus in Sitzstellung, so strecken sie oft den Vorderlauf der im Ruhen konvex gebogenen Körperseite lang nach vorn aus. Gleichzeitig können sie auch Hals und Kopf lang vorstrecken. Endlich setzen liegende Weißschwanzgnus noch die Schnauze senkrecht oder zur Brust angezogen auf den Boden auf (Abb. 2 b). ♂♂ und ♀♀ tun das gleichermaßen. Es ist eine bei Horntieren verhältnismäßig seltene Ruheform. Nur beim Gnu findet sich noch eine Variante dieser Stellung, bei der das Tier die Nase mit der Nüsternregion unmittelbar vor der Brust aufsetzt, dann die Stirn zur konkav gebogenen Körperseite dreht und so stark nach vorn überkippen läßt, daß schließlich die Hörner mit der Rundung den Boden fast oder wirklich berühren (Abb. 2 c). Die Ohren hängen bei ruhenden Gnus noch stärker seitlich herab, als sie dies sonst ohnehin tun.

4. Liege- und Wälzplätze

Ein Gnuterritorium im Zoo hat eine bestimmte Gliederung. Daß der Stall ein „Heim" im Sinne Hedigers (1949) ist, ist nicht weiter verwunderlich. In den Zoologischen Gärten ist es üblich, den Tieren das Futter — mindestens das Kurzfutter — im Stall zu reichen. Sie finden hier Schutz vor Sonne und Regen und im Winter vor der Kälte. Endlich gewähren die Einzelboxen des Stalles den rangtiefen Rudelmitgliedern Schutz vor eventuellen Belästigungen durch Ranghöhere. Bemerkenswert ist eher wie verhältnismäßig gering die „Stalltreue" der Gnus ist. Während z. B. die Hartmann-Zebras, die in Zürich zusammen mit den Weißschwanzgnus in einem Gehege sind, sich während der Ruheperioden vorzugsweise in der Nähe des Stalles aufhalten, haben die Liegeplätze im Gehege für die Gnus mindestens die gleiche Anziehungskraft wie der Stall.

Bäume und Büsche im Gehege oder außerhalb am Rande des Geheges spielen im Hinblick auf die Wahl dieser Plätze eine gewisse Rolle. Jedoch ist die Baum- und Strauch-„Kulisse" für die Gnus offensichtlich nicht so wichtig wie z. B. für Sitatunga und Kudu (Walther 1964), da Gnus sich auch häufig auf völlig freier Fläche niederlegen, was die genannten anderen Arten nicht tun, solange sie irgendeine andere Möglichkeit haben.

Liegeplätze gibt es in einem Gnugehege von entsprechender Größe stets mehrere. Im Zürcher Zoo waren es fünf, bei denen sich deutlich eine Reihenfolge nach der Häufigkeit des Aufsuchens ergab (Abb. 3). Der Liegeplatz 1. Ordnung war identisch mit dem Wälzplatz. Wälzen kam zwar auch auf den anderen Liegeplätzen vor, dann aber fast stets erst, nachdem die Tiere zuvor beträchtliche Zeit gelegen hatten. Sie suchten also diese Plätze nicht direkt auf, um sich dort zu wälzen, wie es am Wälz- und Liegeplatz 1. Ordnung sehr häufig geschah. Ferner hatte der Zürcher Bulle unmittelbar neben diesem Liegeplatz seinen Kotplatz, der auch die sonst diffus kotenden ♀♀ mitunter anregte, sich hier zu entleeren. (Gnus schnuppern oft an bereits vorhandenem Kot und können dann ihre Exkremente an der gleichen Stelle abgeben.) Dieser Liegeplatz lag, durch Gehegelänge entfernt, gegenüber dem Stall zwischen zwei Bäumen und in einem Abschnitt des Geheges, an dem außen ein weniger begangener Besucherweg vorbeiführte.

Auch die Liegeplätze 2. und 4. Ordnung waren in diesem Gehegeteil, jeweils 10 bis 20 m näher zum Stall. Der 2. war um einen liegenden Baumstamm herum, an dem die Tiere — vor allem der Bulle — oft mit den Antorbitaldrüsen markierten. Der 4. war wieder unter einem Baum. Der Liegeplatz 3. Ordnung lag frei, also ohne „Baumdeckung", mitten im Gehege, ungefähr 15 m vor einem stark begangenen Besucherweg und ca. 30 m vor den Liegeplätzen 1., 2. und 4. Ordnung. Noch näher zum Besucher-

weg befand sich der 5. Platz unter dem Stalldach, der jedoch nur bei starkem Sonnenschein oder bei heftigem Regen aufgesucht wurde. Bei Regen legten sich die Gnus dort allerdings nur selten nieder.

An den Liegeplätzen 1., 2. und 4. Ordnung lagen die Tiere oft im Pulk (Haufen ohne besondere Ordnung) bzw. im „Stern" (S. 6), an den Liegeplätzen 3. und 5. Ordnung meist in Kettenform, d. h. eines neben dem anderen, alle zum Besucherweg hin orientiert.

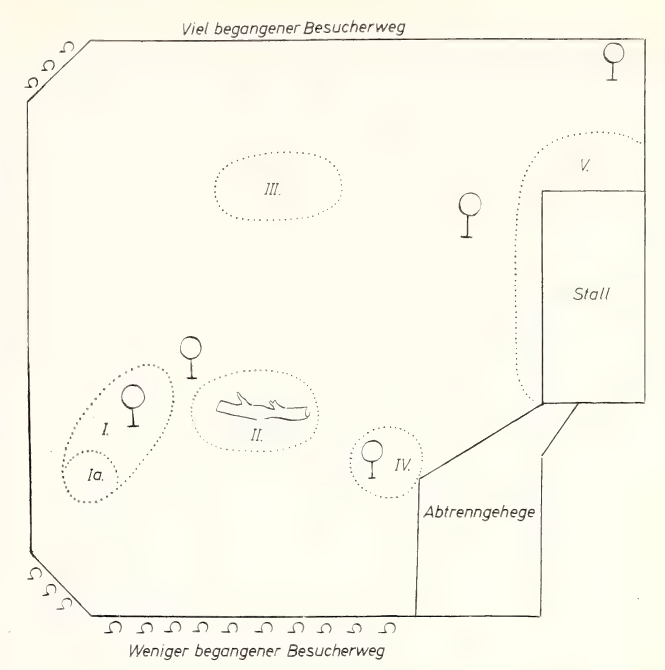


Abb. 3. Skizze des Zürcher Gnugeheges. .... = Grenzen der bevorzugten Liegeplätze. I. Liegeplatz 1. Ordnung; Ia. Wälzplatz 1. Ordnung; II. Liegeplatz 2. Ordnung; III. Liegeplatz 3. Ordnung; IV. Liegeplatz 4. Ordnung; V. Liegeplatz 5. Ordnung

Ein wichtiger Faktor für die Wahl des Liegeplatzes ist also die Sicherheit bzw. Ungestörtheit. Ferner zeigt sich hier deutlich, wie die Gnus die Umgebung außerhalb des Geheges beachten und in ihr Aktionssystem mit einbeziehen. (Das trat übrigens auch noch bei anderen Gelegenheiten hervor. Der Zürcher Bulle reagierte z. B. auf das Erscheinen bestimmter Personen in der Umgebung des Geheges, sowie auf das Auftauchen einiger Fahrzeuge prompt mit dem „Bullenruf", einem schmetternden, 7- bis 14mal wiederholten „höüitt".)

5. Orientierung zum Kumpanen

Noch stärker als zur Umgebung orientieren sich liegende Gnus zum Kumpanen. Im Zürcher Zoo mußte aus tierärztlichen Gründen ein ♀ für einige Tage abgesperrt werden. Es befand sich hinter einem Trenngitter in Sichtfühlung mit den anderen. Nahe am Trenngitter war der Liegeplatz 4. Ordnung, während sich der Liegeplatz 1. Ordnung am anderen Ende des Geheges befand. In der Zeit nun, da das ♀ abgesperrt war, lagen die übrigen Rudelmitglieder so gut wie ausschließlich auf dem Ruheplatz 4. Ordnung, nahe am Trenngitter. Nachdem sie wieder zugelassen worden war, ruhten alle Tiere wieder ganz vorwiegend auf dem Liegeplatz 1. Ordnung.

Die Liegedistanz ist – *ceteris paribus* – kleiner als die Distanz beim freien Weidegang und reicht von 2 m bis zur Berührung am Analpol, während die Distanz beim Weiden zwischen den einzelnen Tieren meist 5 bis 15 m beträgt. Ein äsendes Rudel zieht sich auseinander, ein ruhendes ballt sich zusammen.

Die „Sternformation" (Walther 1958 und 1964) tritt hier vor allem beim Bullen und seiner Favoritin, bei der Mutter und dem (älteren) Kind sowie sonst bei Individuen, die aus irgendwelchen Gründen „enger miteinander liiert" sind, zutage (Abb. 2 d).

Gerade Gnus ruhen häufig im „funktionalen Stern“ (Abb. 4c). Das ist ein Sonderfall der Sternformation, insofern sich die Tiere dabei nicht mit dem Analpol zum Körper des Kumpanen hin orientieren, wohl aber so liegen, daß jedes in eine andere Richtung blickt. Sie können also z. B. umgekehrt-parallel nebeneinander liegen oder rechtwinklig bzw. spitzwinklig mit dem Kopf zum Analpol eines anderen Herdenmitgliedes orientiert sein. Nie aber sah ich ein Tier in kurzer Entfernung z. B. frontal zum anderen liegen. Auch rechtwinkliges Liegen mit dem Kopf zum Kopf oder zur Körpermitte eines Partners kommt nur ausnahmsweise einmal vor. Der Kumpan wird also beim „funktionalen Stern“ insofern berücksichtigt, als jedes Tier offensichtlich bestrebt ist, freien Ausblick zu haben und nicht in der Sicht durch ein liegendes Herdenmitglied behindert zu sein. Anlehnung hinten, wie bei der eigentlichen Sternformation aber suchen sie nicht.

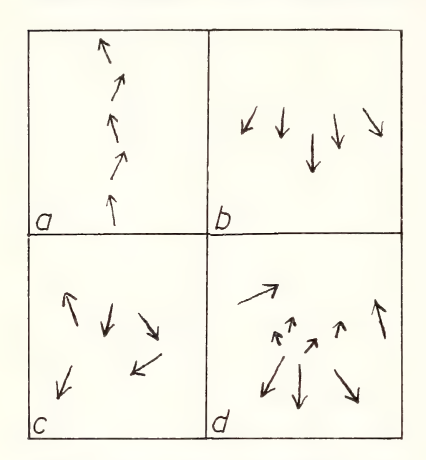


Abb. 4. Schematische Darstellung einiger Liegeformationen. — a. Reihenformation, b. Ketten- („Fächer“-) formation, c. Pulk (funktionaler Stern), d. ♀♀-Verband mit Jungen in der Mitte.

Manchmal liegen auch zwei Gnus ganz eng parallel nebeneinander. Nach meinen Beobachtungen ist dann stets das eine davon subadult oder noch jünger, das andere aber ein älteres Tier, meist die Mutter. Da Gnukälber recht häufig so neben der Mutter liegen, dürfte es sich hier um eine „kindliche Reminiszenz“ handeln.

Auf Wanderungen, die im Zoo den Umständen entsprechend nur kurz sind, aber immerhin vorkommen, bilden die Gnus Reihen (Abb. 4a), wobei der Bulle als letzter oder in der Mitte, nie aber zu Anfang geht. Kommen sie in dieser Formation zum Stehen und anschließend zum Liegen, so ruhen sie hintereinander in Zick-Zack-Reihe. Haben sie dagegen zuvor längere Zeit an einem Ort, z. B. um den Wälzplatz herum, gestanden, so legen sie sich im Pulk nieder (Abb. 4c). Dabei treten dann funktionaler und eigentlicher Stern auf.

Man kann also aus der Formation eines liegenden Verbandes erkennen, ob dieser unterwegs oder am Standort ist.

Sind Mütter mit ungefähr gleichaltrigen Kälbern zusammen, so nehmen sie diese beim Liegen oft in die Mitte oder schließen sogar einen Ring darum (Abb. 4d).

Beunruhigt bilden Gnus eine Kette (Abb. 4b), eines neben dem anderen, Gesicht zur Gefahrenquelle. Typischerweise zieht dann der Bulle vor die Front der ♀♀. Ruhen sie nun an einer Stelle, an der sie aus einer bestimmten Richtung von vornherein Beunruhigungen erwarten müssen, so tritt die Kette — mit 1 bis 2 m Distanz zwischen den einzelnen Tieren — auch im Liegen auf. Bei den Zürcher Gnus war das vorwiegend an den Liegeplätzen 3. und 5. Ordnung der Fall, wo der viel begangene Besucherweg die Unruhequelle bildete (S. 5). Der Bulle lag dann stets zwischen den ♀♀, oft gegenüber diesen um eine halbe Körperlänge vorgeschoben. Man könnte diese Kettenformation auch „Fächerformation“ nennen, denn es macht sich auch hierbei ein wenig die Tendenz zum Stern geltend, und die Tiere liegen mit den Analpolen enger zusammen als vorn. Legt sich eines um oder kommt eines neu hinzu, so passieren manchmal „Unachtsamkeiten“, d. h. es legt sich so, daß es mit dem Kopf näher zum Partner kommt. Dann fängt dieser sofort an, betont mit dem Kopf zu werfen. Auch derjenige, der sich dazu gelegt und den Anlaß gegeben hat, droht oft so dagegen. Entweder korrigiert dann einer seine Lage im Sinne des Parallel- oder Fächerliegens, oder er steht auf und geht weg bzw. macht den anderen hoch.

Sind zwei Rudelmitglieder in Rangstreitigkeiten oder sonstige Auseinandersetzungen verwickelt, so achtet der Unterlegene darauf, daß er ein Herdenmitglied zwischen sich und dem Gefürchteten hat, möglichst eines, das ranghöher ist als dieser. Nur bei wirklich ganz schwerer Unterdrückung distanziert sich ein Gnu vom Überlegenen und damit meist auch vom Rudel. Ist ein Herdenmitglied über mehrere stark dominant, so ist die Distanz, welche die anderen zu diesem halten, geradezu ein Gradmesser für die „Angst“, die die einzelnen Individuen vor dem Starken haben, und man kann dann aus der Liegeordnung die Rangfolge ablesen.

Es sei hier vermerkt, daß bei Verbänden, wie sie im Zoo üblicherweise gehalten werden, also ein erwachsener ♂ mit mehreren ♀♀, der Altbulle stets dominant über die ♀♀ ist, daß aber die soeben geschilderten „Angst“- und Rangordnungsverhältnisse nur für die Kühe gelten. Der Bulle ist sozusagen „außer Konkurrenz“. Die ♀♀ akzeptieren ihn als Sehr-Dominanten, aber sie fürchten ihn nicht wie u. U. eine überlegene Geschlechtsgenossin. (Ausnahmen gibt es dann, wenn der Bulle individuell ein bestimmtes ♀ „haßt“ oder in seinem Verhalten abnorm ist, was z. B. bei Tieren, die mit der Flasche von Menschen hochgezogen oder sehr lange allein bzw. als einzige Vertreter ihrer Art unter fremden Tieren gehalten wurden, vorkommen kann.)

So sind — Kenntnis der einzelnen Tiere und ein nicht zu zahlreicher Verband vorausgesetzt — aus der Formation eines liegenden Trupps abzulesen:

a. Einflüsse der Umgebung
b. Sicherheit bzw. Unsicherheit (Beunruhigung)
c. ob auf Wanderschaft oder am Standort
d. Rangordnungsverhältnisse
e. individuelle Zu- und Abneigungen
f. u. U. Verwandtschaftsverhältnisse

6. Soziale Funktionen und Folgen des Liegens

Die auffälligste soziale Funktion des Liegens ist, daß es als Demutverhalten auftritt (Abb. 5). Bei den Weißschwanzgnus kommt dies in vier verschiedenen Intensitätsstufen vor, von denen eine, die Stufe geringster Intensität, allerdings gar nicht zum Liegen führt, wohl aber davon ableitbar ist. Daß es sich jedesmal um das gleiche Verhalten handelt, bzw. die gleiche Stimmung vorliegt, ist gerade hier ganz deutlich, da nämlich alle vier Stufen vom gleichen Laut begleitet sind oder wenigstens begleitet sein können. Dieser Unterlegenheitslaut, „mööauauuuw“, variiert vom kurzen und relativ leisen Ruf bis zum langgezogenen, weithin schallenden „Angst- und Notschrei“. Er wird durch den Mund hervorgebracht. (Diese Bemerkung ist nicht überflüssig, da Gnus bestimmte Rufe, z. B. den dröhnenden Alarm- und Erregungslaut, durch die Nase hervorbringen.) Er wird beim Einnehmen der Demutstellung oder während des Demutliegens ausgestoßen; letzteres dann, wenn der Angreifende trotz der Demutstellung von seinem Opfer nicht abläßt.

Die Beobachtung des Demutverhaltens war in Zürich besonders gut möglich. Eine Kuh (W 1), die bisher die α-Stellung unter den ♀♀ innehatte, war durch Trächtigkeit und Fehlgeburt von Zwillingen stark geschwächt. Man trennte sie zunächst für einige Tage von den anderen Tieren ab. Als sie wieder zum Rudel gelassen wurde, griff die bisherige β-Kuh (W 2), die schon in den letzten Tagen der Trächtigkeit von W 1 aufsässig geworden war, sie sofort an. Die immer noch etwas schwache W 1 leistete keinen Widerstand, sondern reagierte sofort mit Demutverhalten. Das blieb zwei Wochen lang so, und diese Zeit bot hinreichend Gelegenheit, das Demutverhalten in allen Variationen zu studieren. Danach normalisierten sich die Verhältnisse. W 2 blieb zwar dominant, griff aber W 1 nicht mehr an. Die Situation war insofern tiergärtnerisch

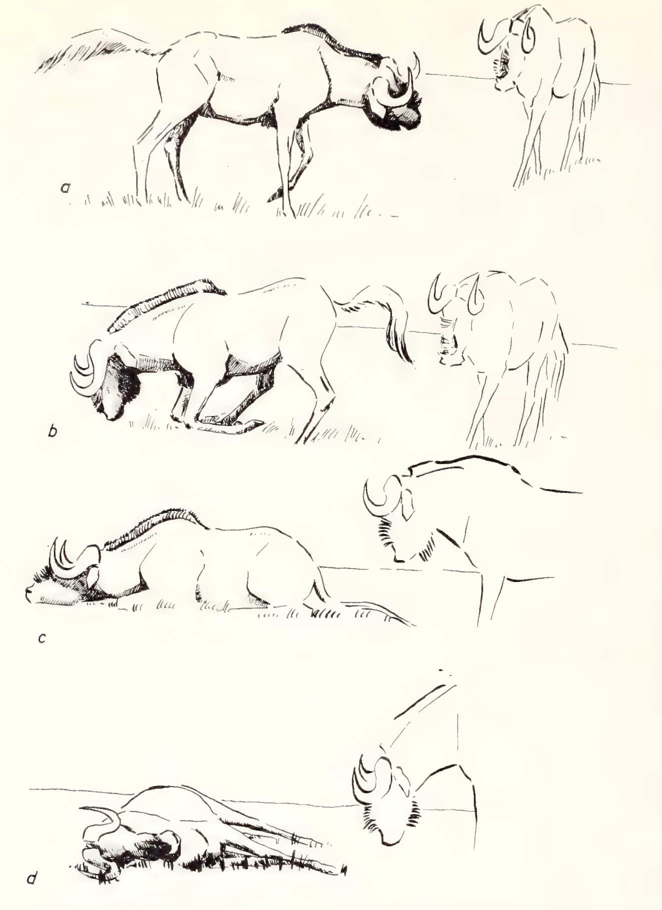


Abb. 5. Demutverhalten. — a. Demutstellung im Gehen oder Stehen, b. Niederlegen (mit Gebrüll), c. Kopf-Hals-Vorstrekken im Liegen, d. Liegen auf der Seite

(und ethisch) vertretbar, als einmal W 2 in ihren Aggressionen doch deutlich durch das Unterlegenheitsverhalten von W 1 gebremst wurde, wenn auch nicht absolut. Ferner war W 3, die zweijährige Tochter, von W 1, ständig bei dieser und verteidigte sie durch Dazwischentreten und Kämpfen gegen W 2; meist allerdings nicht sehr erfolgreich, da W 2 auch ihr überlegen war. Zum Glück griff aber außerdem noch der Bulle von Anfang an zugunsten von W 1 ein (Abb. 6). Er ließ zwar im Laufe der Zeit in seiner „Einsatzfreudigkeit" etwas nach, aber da war auch bereits die Angriffslust von W 2 erheblich abgeflaut.

Interessanterweise reagierte der Bulle nicht auf die Demutstellung, sondern auf den „Notschrei". Nahm W 1 die Demutstellung in höchster Intensität stumm ein, so kümmerte er sich überhaupt nicht darum. Rief sie aber, so kam er – wenigstens in der ersten Woche – aus jeder beliebigen Entfernung und sofort im Trab oder Galopp herbei. Er griff W 2 nie an, sondern schob sich zwischen sie und ihr Opfer und drängte sie so ab. W 2 blieb daraufhin entweder stehen oder sie ging weg, auf alle Fälle griff sie W 1 nicht weiter an.

Bei der 1. Stufe der Demutstellung bleibt das Gnu, wie gesagt, auf den Läufen, streckt im Gehen oder Stehen lediglich Hals und Kopf waagerecht nach vorn und den Schwanz waagerecht nach hinten ab (dieser bildet dann einen Bogen, da das Tier die langen Haare des Schwanzendes natürlich nicht waagerecht halten kann). Kommt, was sehr oft der Fall ist, der Angreifer von der Flanke oder halbschräg von vorn bzw. von hinten, so dreht der Unterlegene die Hörner vom Dominanten weg, wendet ihm also die Kehle zu (Abb. 5 a). Dabei kann bereits der „Angstschrei" ertönen. Auf der 2. Stufe wirft sich ein Weißschwanzgnu unter lautem Gebrüll auf die Erde nieder (Abb. 5 b). Wird es weiter bedrängt, so streckt es zunächst Hals und Kopf lang nach vorn aus (3. Stufe, Abb. 5 c). Hört der andere dann immer noch nicht auf oder hat das Tier aufgrund übler Erfahrungen sehr große Angst vor ihm, so legt es sich vollständig auf die Seite; Leib, Unterseite des Halses und Läufe zum Bedränger hin gewandt (4. Stufe, Abb. 5 d).



Abb. 6. Eingreifen des Bullen zugunsten des Bedrängten (Zoo Zürich). — a. (links): W 1 (vorn; Kopfhaltung zeigt Intention zur Demuthaltung) angegriffen und gejagt von W 2 (Mitte: im Haarwechsel). Der Bulle (hinten) kommt auf den Angstruf im Galopp herbei; b. (rechts): Der Bulle (Mitte) drängt sich zwischen W 1 (rechts) und W 2 (links) und bringt so W 2 zum Weichen.

Diese Demutstellung mindert die Aggressivität des Angreifers erheblich. Überwiegend steht er dann mit gesenkten Hörnern vor dem Liegenden und stößt nicht mehr zu. Geht er nach einer Weile weg, so richtet sich der Demütige wieder zur Sitzstellung auf, in der er dann meist noch lange bleibt. Die Angriffe gegen den Unterwürfigen, die ich trotz Einnehmens der Demutstellung sah, waren alle deutlich gebremst und mehr ein „gemütliches" Hakeln als ein wirkliches Zustoßen. (Jedoch kann auch das unter Gefangenschaftsbedingungen verhängnisvoll werden, wenn das unterwürfige Tier z. B. in einer Ecke festgekeilt liegt.) Dieses Hakeln erinnerte sehr an die Methode, womit ein liegender Artgenosse hochgemacht wird (s. u.). Ich habe den Eindruck, daß das überlegene Tier den anderen dadurch wieder zum Aufstehen bringen will, damit es weiter mit ihm kämpfen kann. Intensität der Demutstellung und des Notrufes entsprechen sich oft, aber nicht immer. Die höchste Stufe des Demutliegens kommt manchmal ohne Laut vor und umgekehrt voller „Angstschrei" bei geringster Intensität der Haltung.

Da Demutliegen die extreme Unterlegenheitsgebärde der Gnus (und einer ganzen Reihe anderer Horntierarten) ist, kann es nicht weiter verwundern, daß auch normales Liegen bzw. Sich-Legen soziale Folgen hat. Durch Demutliegen nimmt das unterwürfige Tier dem Dominanten sozusagen den „Wind aus den Segeln". Die im Stehen und Gehen aufragende Gestalt, das Ziel seiner Aggression, verschwindet von der Bildfläche, soweit das überhaupt möglich ist, und entzieht sich damit seiner Einflußnahme. Das gleiche gilt nun auch weitgehend vom ganz normalen Liegen. Hier wie dort versucht dann ein Ranghoher den Subdominanten wieder hochzubringen und so unter seinem Einfluß und seiner Kontrolle zu halten. Dies geschieht bei Gnus durch Anstoßen mit der Schnauze oder mit den Hörnern in geringer Heftigkeit (s. o.). Die Hornstöße richten sich nur selten gegen den Kopf bzw. die Hörner des anderen, wie das beim Kampf üblich ist, sondern meist gegen dessen Leib und Hinterteil (Abb. 7 a und b). Bei Weißschwanzgnus genügt es auch bereits, daß ein Tier gleichgerichtet unmittelbar hinter einen Liegenden tritt. Dieser fängt dann an, drohend mit dem Kopf zu werfen. Bleibt der andere trotzdem unbeirrt stehen, so erhebt sich das ruhende Tier schließlich.

Man nimmt also am Liegen eines Rangtieferen „Anstoß“, so lange man selbst steht. Bei sehr straffen Dominanzverhältnissen können die rangtieferen Gruppenglieder überhaupt nicht für längere Zeit ruhen bzw. sie versuchen das gar nicht mehr, so lange die Ranghöheren auf den Läufen sind. Im ausgeprägten Fall legen sich die Tiere eines Trupps zu Beginn der tagesrhythmisch gebundenen Ruheperioden eines nach dem anderen und entsprechend der Rangfolge nieder; das α-Tier zuerst, das ω-Tier zuletzt. Steht ein Ranghoher am Ende der Ruhezeit vor den anderen auf, so macht er diese hoch. Entsprechend der Rangfolge beteiligen sich die Aufgestandenen an dieser Aktion, und so sind alle Mitglieder eines liegenden Gnuverbandes in kürzester Zeit auf den Beinen.

Ganz so leicht zu durchschauen, wie ich es soeben beschrieb, sind die Verhältnisse in Wirklichkeit allerdings nicht. Es ist vielmehr noch eine gewissermaßen gegenläufige Tendenz zu berücksichtigen. Auch der Ranghohe erleidet nämlich in dem Augenblick, da er sich niederlegt, einen „kurzfristigen Rangverlust“ (Walther 1964). Das aber — man kann es nicht anders sagen — nützen rangtiefere Rudelmitglieder nicht selten aus, um ihn nun ihrerseits „anzustänkern“ (Abb. 7c), was sie, solange er steht, nicht so leicht wagen. Sie machen das in der bereits beschriebenen Weise, nur fangen sie viel häufiger an, frontal und spielerisch mit dem ruhenden Dominanten zu kämpfen, als dies Ranghohe beim Aufscheuchen der Rangniederen tun. Namentlich jugendliche Tiere — ♀♀ mehr als ♂♂ — sind hier besonders aktiv. Voraussetzung ist, daß sie durch den Ranghöheren (noch) keine scharfe Zurechtweisung erfahren haben und daß sie sich selbst nicht gerade in Liegestimmung befinden. Steht der Ranghohe dann auf, so gehen sie weg. Verfolgt werden sie meist nicht, vielmehr tut sich der Dominante wieder nieder, nachdem der Störenfried verschwunden ist, worauf sich das Spiel wiederholen kann. Manchmal bleibt allerdings auch der „freche“ Subdominante stehen, und dann kann es zu einem meist nicht sehr heftigen Kampf kommen.

Man belästigt also nur den, gegenüber dem man „es sich leisten kann“. Im Zürcher





Abb. 7. „Anstoßnehmen“ am Liegen des Kumpanen. — a. Hochmachen von hinten, b. Hochmachen von der Seite (Zoo Zürich), c. „Kurzfristiger Rangverlust“ durch Liegen. Halberwachsenes Jungtier (links) „stänkert“ liegenden Erwachsenen an (Zoo Frankfurt a. M.)

Zoo betätigte sich z. B. die jugendliche W 3 gegenüber dem Bullen so und „selbstverständlich“ gegenüber ihrer Mutter. Die „gefürchtete“ W 2 aber ging sie nur ganz ausnahmsweise einmal an. Man kann übrigens auch am Aufstehen des Liegenden recht gut erkennen, ob er unterlegen oder dominant ist. In beiden Fällen wirft er drohend mit dem Kopf, so lange er liegt. Während aber der Rangtiefere hastig hoch wird und anschließend meist davonläuft, erhebt sich der Ranghohe langsam, gewissermaßen „gelangweilt“, und bleibt danach stehen oder wendet sich dem ausweichenden Störenfried zu.

Außerhalb der Mutter-Kind-Beziehungen kommen soziale Körperpflege und „Zärtlichkeitsverhalten“ bei Weißschwanzgnus so gut wie nicht vor. Es fällt daher schon auf,



Abb. 8. Reiben am Widerrist des liegenden Kumpanen (Zoo Zürich). — a. (links): Reiben mit der Voraugenregion, b (rechts): Reiben mit dem Horn („Griff“ über die Schulter).

daß sich stehende Herdenmitglieder mit liegenden Kumpanen auch noch in anderer Weise als soeben geschildert beschäftigen.

Dabei tritt ein Tier an den Ruhenden von der Seite heran und reibt sehr intensiv mit abwärts stoßender Bewegung Nasenrücken oder Antorbitalgegend an dessen Schulter und Widerrist, erhebt den Kopf etwas, greift über den Widerrist des Liegenden hinweg und reibt — wieder abwärts stoßend — Kinn und Kehle an der anderen, distalen Schulter (Abb. 8 a). Dies geht dann rhythmisch weiter. Gelegentlich reibt ein Tier auch mit der Kurve des Hornes am Widerrist des Liegenden und greift dann mit dem Horn in gleicher Weise auf die andere Seite hinüber (Abb. 8 b).

Nur selten rieb ein Herdenmitglied einmal so an der Kruppe eines Liegenden, worauf dieser regelmäßig aufstand, was beim Reiben am Widerrist nur ausnahmsweise geschieht. Manchmal streckte das geriebene Tier — stets nur ♀♀ auf das Reiben des ♂ hin — den Kopf lang nach vorn wie zur Demutstellung, manchmal reagierte es mit Kopf-Werfen. Überwiegend aber ließ es sich das Reiben ruhig gefallen. Bemerkenswerterweise rieben nur Tiere aneinander, die miteinander „befreundet“ waren. Im Zürcher Rudel rieben alle ♀♀ am Bullen und dieser an ihnen. Ferner rieben W 1 und W 3, Mutter und Tochter, aneinander. Beide rieben jedoch nicht an der 3. Kuh (W 2), mit der beide „auf gespanntem Fuße“ standen, noch rieb diese an ihnen. Ernstliche Abneigung verhindert also das Reiben.

Dieses Verhalten mag für den Geriebenen eine Art Körperpflege darstellen. Für den Reibenden liegt aber sicher etwas anderes vor. Die Bewegungen, die er dabei ausführt, gleichen nämlich weitgehend dem Verhalten beim Markieren.

Die Zürcher Gnus – ♂ wie ♀♀, der Bulle jedoch häufiger – markierten vorzugsweise an den Enden eines im Gehege liegenden Baumstammes. Gelegentlich rieben sie

auch hier mit Kinn und Kehle oder mit den Hörnern, überwiegend aber mit der Voraugenregion (wo die Gnus nach SCHAFFER, 1940, Antorbitaldrüsen haben) und Nasenrücken und zwar mit den gleichen alternierenden (Griff über den Baumstamm hinweg) und abwärtsstoßenden Bewegungen und im gleichen Rhythmus wie am liegenden Kumpanen.

Es wird also beim Weißschwanzgnu nicht nur das Territorium, sondern auch das „befreundete" Herdenmitglied markiert und mit dem vertrauten Eigenduft versehen. Auffallenderweise muß es dazu liegen — wenigstens habe ich ein entsprechendes Verhalten im Stehen nie gesehen.

Vergleichende Besprechung

Die Vorgänge beim Niederlegen und Aufstehen verlaufen beim Gnu grundsätzlich nicht anders als bei den meisten Horntieren. Hervorzuheben ist beim Niederlassen die Schnelligkeit, mit der das geschieht. Ein Gnu bricht vorn geradezu nieder und wirft sich auch hinten recht abrupt zu Boden. Das ist z. B. bei Gazellenarten (WALTHER, 1963), beim Kleinen Kudu (WALTHER, 1964) u. a. nicht so. Diese Tiere tun sich vielmehr langsamer und umständlicher nieder. Samt und sonders sind es Arten mit langen, grazilen Läufen. Das robuste Niedergehen der Gnus dürfte mit deren verhältnismäßig kurzen und stämmigen Beinen zusammenhängen. Ein Tier, das so niedrig steht, kann es sich auch auf hartem Boden „leisten", sich einfach fallen zu lassen.

Unter den Initialhandlungen sind wieder Kontrolle des prospektiven Liegeplatzes mit gesenktem Kopf sowie Treten um die eigene Achse sehr weit verbreitet. Durchaus nicht alle Horntiere aber scharren vor dem Hinlegen. Tragelaphinae und Reduncinae tun es z. B. gar nicht und Gazellinae und Hippotraginae verhältnismäßig selten, Wildschafe und -ziegen sowie eben auch die Gnus dagegen viel häufiger, obgleich es nirgends obligatorisch ist.

Das Scharren der Gnus ist vorm Wälzen intensiver als vorm bloßen Hinlegen. Der Wälzplatz wird also stärker vorbereitet als der Liegeplatz. Wahrscheinlich soll er „im Idealfall" leicht muldenförmig beschaffen sein. Eine Ableitung des Scharrens vorm Liegen vom Scharren vorm Wälzen halte ich nicht für möglich, da alle die anderen genannten Arten, die vorm Hinlegen scharren, sich nicht wälzen.

Von keinem zweiten Horntier ist mir das Aufsetzen der Nase auf den Boden, das Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen auf den Carpalgelenken im Zusammenhang mit dem Vorn-Niedergehen bekannt, wie es bei Gnus gelegentlich vorkommt. Wie beschrieben, ist es beim Niedergehen zum Sich-Wälzen häufiger als beim Niederlassen zum Liegen. Das Aufsetzen der Nase dürfte anatomisch bedingt sein. Beim Gnu strebt in Normalhaltung der Hals nicht nach oben oder nach vorn-oben wie z. B. bei Gazellinae, Reduncinae, Tragelaphinae u. a., sondern wird in Widerristhöhe waagerecht nach vorn gehalten oder sogar etwas zu Boden gesenkt. Der schwere Kopf zeigt ständig mit der Nase annähernd senkrecht zur Erde. Im Verein mit der relativen Kurzbeinigkeit der Gnus ist also das Aufsetzen der Nase aus anatomischen Gründen recht gut zu verstehen, nicht aber das Bodenforkeln und Nach-vorn-Rutschen. Besonders im Hinblick auf das Bodenforkeln könnte man natürlich an eine zusätzliche Vorbereitung des Wälzplatzes denken. Jedoch ist zu beachten, daß Gnus beides auch noch vorm Kampf tun, wo es viel sinnfälliger ist und wo es offensichtlich ursprünglich hingehört (S. 9). Vorn-Niedergehen zum Kampf, zum Wälzen und zum einfachen Liegen sind bei den Gnus gleich. In solchen Fällen ist es stets möglich, daß sich „Elemente", die zu einem Verhalten gehören, bei anderen mit hineinschieben, daß sozusagen die nervöse Erregung ein Stück weit im anderen Gleis fährt oder gänzlich darin einmündet. Sehr gut paßt in dieses Bild, daß sich Gnus gelegentlich beim (spielerischen) Kampf vor dem Gegner voll hin-

legen und sich dann wälzen. Auch hier scheint die nervöse Erregung vom Niedergehen aus in einem „anderen Gleis" weitergefahren zu sein („Einschieben" einer Handlung), was ein Spezialfall der „Übersprungbewegung" (TINBERGEN, 1940) ist. Ob dieses Sich-Wälzen vorm prospektiven Kampfpartner eine Droh- bzw. Imponierfunktion hat, ist schwer zu sagen. Dafür spricht die Situation und die allgemeine Erkenntnis, daß Handlungen, die mit der Territoriums-Markierung und/oder -Gliederung zu tun haben, in Kampfsituationen häufig im Sinne von Imponierverhalten auftreten (WALTHER, im Druck). Andererseits hat Sich-Wälzen bei Gnus mit der Rangfolge sicher nichts zu tun. So wälzte sich z. B. im Zürcher Zoo die Kuh W 1 auch in der Zeit ihrer schärfsten Unterdrückung durch W 2 vollkommen ungestört auf dem gemeinsamen Wälzplatz, wann immer es ihr gefiel. Auch kann man keine einschüchternde oder herausfordernde Wirkung auf den Gegner feststellen. Daß im Frankfurter Zoo einmal ein junges, temperamentvolles ♀ einem jungen ♂, mit dem sie des öfteren spielerisch kämpfte, bei solcher Gelegenheit beide Hinterhufe mit voller Wucht ins Gesicht schlug, mag Zufall gewesen sein.

Wie eingangs gesagt, ist Sich-Wälzen bei Horntieren keineswegs häufig. Wir finden es bei einigen, aber nicht allen Rinderarten (SCHLOETH, 1961). Beim Camargue-Rind, das sich nicht wälzt, hat SCHLOETH ein entsprechendes Verhaltensrelikt überzeugend nachgewiesen. Auch beim Mähnenschaf (HAAS, 1959) und bei der Schneeziege (GEIST, schriftl. Mitt.) gibt es Verhaltensweisen, die Anklänge erkennen lassen. Außerdem aber sind es unter den Cavicornia nur die Gnus, die sich wirklich wälzen.

Verbreiteter ist dagegen wieder das Hals-Reiben im Liegen. Gelegentlich kommt es wohl überall vor. Da diese Tiere fast alle mit vorgestrecktem Hals liegen können, ergibt sich sehr leicht die Möglichkeit zu einer reibenden Bewegung. Jedoch bestehen hier beachtliche Häufigkeitsunterschiede. So reiben z. B. Dorkas-, Thomson- und Kropfgazellen nur ganz ausnahmsweise und gelegentlich einmal den Hals, während z. B. Grant- und Soemmeringgazellen das ziemlich oft tun. Ich glaube nicht, daß man darin ein „Relikt" sehen darf, sondern eher die Vorstufe des Wälzens. Das Relikt, das SCHLOETH von Camargue-Rindern beschrieb, sieht anders aus. Da lassen sich die Tiere auf die Carpalgelenke nieder, um dann in dieser Stellung den Hals bzw. die Kehle zu reiben. Das gleiche sah ich vom Jackson-Hartebeest.

Überhaupt hat die den Gnus nahestehende Gattung *Alcelaphus* ein „Zeremoniell", das offensichtlich vom Wälzen abzuleiten ist. BACKHAUS (1959) beschrieb es von der Lelwel-Kuhantilope, ich kenne es vom Kongoni. Die Tiere stehen dabei mit tiefem Kopf und scharren. Dann lassen sie sich auf die Carpalgelenke nieder und reiben Stirn und Hörner am Boden. Anschließend springen sie wieder auf, wenden den Kopf nach rechts und links zur Schulter und reiben dort mit der Wange. Diese letzte Handlung sah ich beim Weißschwanzgnu nur ganz selten (in diesem Zusammenhang), sehr häufig dagegen beim Weißbartgnu *(Connochaetes taurinus)*, dessen Wälzverhalten dem des Weißschwanzgnus sonst gleich ist. Es ist also bei *Alcelaphus* die gesamte Handlungskette vorhanden bis auf das „Mittelstück", das eigentliche Wälzen. Bei *Damaliscus*, der dritten Gattung der Alcelaphinae, kommen nur Scharren mit tiefem Kopf, Niedergehen auf die Carpalgelenke und Bodenforkeln vor (beobachtet beim Topi, nicht bisher beim Bleßbock). Das ist hier eindeutiges Drohverhalten. Bei *Alcelaphus* weiß man dagegen nicht recht, wozu das beschriebene Zeremoniell „gut sein" soll. Die Kongonis, die ich dabei sah, machten alles so „trance-artig", „mit so wenig Überzeugung", daß ich mich des gewiß sehr subjektiven Eindrucks nicht erwehren konnte, sie „wüßten" selbst nicht genau, wozu sie das eigentlich tun.

Neben phylogenetischen Problemen erhebt sich hier die Frage nach dem taxonomischen Wert solcher Verhaltensweisen. Die Weißschwanzgnus und ihre Verwandten haben eine ganze Reihe von Verhaltensweisen – Scharren, Sich-Wälzen bzw. entsprechende Reliktformen, Bodenforkeln und Kampf auf den Carpalgelenken, Neigung zum

umgekehrt-parallelen Stehen, Aufstützen des Kopfes vom Bullen auf dem Rücken des ♀ vorm Ansprung usw. – mit Vertretern der Bovinae gemein. Man könnte vom Verhalten her zu der ketzerischen Meinung kommen, daß hier engere Zusammenhänge bestünden. Weitere Untersuchungen – nicht nur ethologischer Art – müssen dies erhärten oder widerlegen.

Taxonomisch sind beim derzeitigen Stande unseres Wissens einzelne Verhaltensmerkmale nur mit Vorsicht zu gebrauchen, dagegen läßt sich recht gut mit der Kombination von Merkmalen operieren. So ist z. B. innerhalb der Cavicornia die Gattung *Connochaetes* ethologisch eindeutig zu charakterisieren durch Paßgang, Sich-Wälzen und Kampf auf den Carpalgelenken. Diese Kombination kommt unter Horntieren nur bei Gnus vor.

Unter den Liegestellungen fiel beim Weißschwanzgnu vor allem das Aufstützen der Nase vor der Brust aus dem Rahmen des Üblichen heraus. Wenn wir das gleiche Verhalten z. B. beim Bleßbock *(Damaliscus dorcas) finden,* so ist das sicher eine Homologie. Wir finden es aber z. B. auch beim Steinbock, und das ist ebenso sicher eine Konvergenz. Da es beim Steinbock vor allem die alten ♂♂ tun, könnte man daran denken, hier die Schwere des Gehörns bzw. das Ausbalancieren der Hörner damit in Verbindung zu bringen. Für Gnu und Bleßbock aber trifft das ganz sicher nicht zu, denn diese haben keine schweren Hörner.

Eine eindrucksvolle Demonstration gibt das Demutverhalten der Weißschwanzgnus. Sich-Niederlegen ist bei vielen Horntierarten eine Unterlegenheitsgebärde. Ich kenne es von Oryxantilopen, verschiedenen Gazellenarten, von Kudu und Sitatunga. Stets neigen ♀♀ und Jungtiere mehr dazu als alte ♂♂. Die Tendenz, sich so klein wie möglich zu machen, gewissermaßen von der Bildfläche zu verschwinden und dem Gegner keinen Anlaß zum Angreifen mehr zu geben, ist überall deutlich. Da ganz junge Tiere besonders oft – normalerweise – so flach hingestreckt liegen, ist die Ableitung von einem Kindlichkeitsverhalten möglich. Burckhardt (1958) hat ein gleiches Verhalten von Rothirsch-♀♀ in diesem Sinne gedeutet. Bestärkt wird man in dieser Auffassung durch das „Angstgebrüll", das bei Oryx und Gnu das Sich-Niederwerfen begleitet. Das ist nämlich nichts anderes als die verstärkte Form des „kindlichen Notrufes", den man hören kann, wenn man z. B. Jungtiere solcher und anderer Arten einfängt, festhält oder hochhebt. Ob dieser Notschrei allein – also unabhängig vom Einnehmen der Demuthaltung – die Aggression des Angreifers zu blockieren vermag, war nach den beobachteten Fällen nicht zu sagen, da wohl Demuthaltung ohne Notschrei, nie aber Notschrei ohne Demutstellung vorkam. Deutlich aber war die Wirkung auf die anderen Rudelmitglieder, insbesondere auf den Bullen (S. 9). Dieser Ruf löst bei unbeteiligten Tieren Herbeieilen und eventuell Schutz des Rufenden aus.

Die Unterlegenheitsgebärde geringsten Grades sieht bei manchen – wahrscheinlich den meisten – Horntieren anders aus als bei den Gnus. So halten z. B. Gazellen den Hals U-förmig gebogen nach vorn-unten und den Kopf in Höhe der Carpalgelenke waagerecht nach vorn. Oryxantilopen und andere halten den Kopf tief (Walther, 1958). In beiden Verhaltensweisen steckt noch eine gewisse – inferiore und defensive – Drohung. Gleichzeitig aber ist Kopf-tief-Halten die Intentionsbewegung zum Sich-Hinlegen und damit auch zur Demutstellung. Unterwürfige Gnus können sich das „nicht leisten". Wie bereits gesagt, tragen Gnus schon normalerweise den Kopf oft ziemlich tief, und weiter ist bei ihnen die Intention zum Niedergehen auch Intention zum Kampf (auf den Carpalgelenken) oder kann es wenigstens sein. Die Gefahr einer Verwechslung wäre also hier ziemlich groß und hätte für den Unterwürfigen sehr unangenehme Folgen. Waagerechtes Kopf-Hals-Vorstrecken aber tritt in der Demutstellung 3. Grades auf, ist von dieser Liegehaltung sozusagen ins Stehen übernommen und unverwechselbar. Ein Gnu mit Kampfabsicht tut das gewiß nicht. Bei anderen Arten aber, z. B. beim Nilgau (*Boselaphus tragocamelus*), ist waagerechtes Kopf-Hals-Vorstrecken

als Intention zum Halskampf (WALTHER, 1958), der bei Gnus nicht vorkommt, die extremste Imponierstellung. Schlagend zeigt dieser Vergleich, wie sich eine expressive Haltung stets nur aus dem Gesamtverhalten einer Art verstehen läßt. Ferner wird deutlich, daß das Demutverhalten nicht an eine bestimmte Haltung oder Bewegung gebunden ist, die für alle oder viele nahverwandte Arten gültig wäre, sondern nach dem Prinzip „In allem das Gegenteil der Kampf- bzw. Droh- oder Imponierhaltung, insbesondere der aggressiven, sicheren Drohstellung" aufgebaut ist. Noch deutlicher wird das beim Abwenden der Hörner – Tendenz „Waffe weg" – in der Demutstellung 1. Grades und schließlich der extremen Demutstellung 4. Grades. Gazellen und Oryxantilopen drehen in vergleichbaren Situationen dem überlegenen Gegner den Analpol zu und legen sich in dieser Orientierung zum Angreifer nieder. Die gleiche Tendenz ist also auch hier vorhanden. Daß sich aber ein Horntier auf die Seite legen und dem Gegner den Bauch zuwenden kann, habe ich beim Weißschwanzgnu zum ersten Male erlebt. Hier ist zweifellos das Extremste erreicht, was überhaupt möglich ist. Vielleicht hängt dies damit zusammen, daß Gnus mehr als viele andere Horntiere dazu neigen, den anderen – nicht sehr heftig, aber immerhin – mit Hornstößen gegen den Leib zu traktieren und die Demutstellung bei allen diesen Tieren die Angriffsbereitschaft des anderen zwar stark, aber nicht absolut hemmt. Unter diesen Voraussetzungen mag sich dieses außergewöhnliche Verhalten entwickelt haben.

Das „Anstoßnehmen am Liegen des Kumpanen" sowie der „kurzfristige Rangverlust" des liegenden Ranghohen sind unter Horntieren wieder allenthalben anzutreffen (WALTHER, 1964). Als neue Erkenntnis ist hier dazugekommen, daß eine gewisse Intimität oder sehr starke Überlegenheit dazu Voraussetzungen sind. Dies dürfte sicher auch für andere Arten gelten. Mit Sachkenntnis und Verstand gebraucht, bietet dieses Verhalten eine Möglichkeit, die Rangfolge innerhalb eines Verbandes ohne Experimente schnell und sicher zu bestimmen. SCHLOETH (1961) verwandte bei seinen Camargue-Rindern dazu das Kriterium des Verjagens. Das ist natürlich augenfälliger. Nicht selten aber sind die Tiere einer Gruppe – namentlich im Zoo – so sehr aneinander gewöhnt, daß Verjagungen nicht mehr oder nur noch sehr selten stattfinden. Das Hochmachen aber wird man stets beobachten können. Je mehr Horntiere und Horntiergruppen ich kennengelernt habe, desto größer sind meine Bedenken gegen die beliebte experimentelle Methode geworden, die Rangfolge durch Fütterungsversuche zu bestimmen. Immer wieder trifft man nämlich hier auf Individuen, die – schlicht gesagt – einfach gefräßiger sind als die anderen, so daß sie „in Ekstase geraten", sobald es sich um Futter handelt, und dann auch die Ranghöchsten zum Weichen bringen. Bei einem sechsköpfigen Dorkasgazellenrudel, das ich jahrelang beoachtet habe, war dies ausgerechnet das ω-Tier. Dieses ♀ schlug alle anderen und auch den ranghöchsten Bock an der Futterkrippe in die Flucht. Hat man ein solches Tier in der Gruppe – auch bei Sitatunga-Antilopen fand ich das gleiche – so muß man mit Fütterungsexperimenten einfach zu einer falschen Rangfolge kommen. Das „Anstoßnehmen am Liegen des Kumpanen" ist ein einfaches und gutes Mittel, die experimentellen Ergebnisse auf die Richtigkeit zu prüfen. Die einzige Fehlerquelle bildet hier der „kurzfristige Rangverlust" des liegenden Ranghohen. Weiß man um diese Fehlerquelle, so kann man sie aber auf Grund der angegebenen Kriterien (S. 10) stets ausschließen.

Markieren des Artgenossen beschrieben BACKHAUS und ich – unabhängig voneinander – zuerst (1958) vom Gerenuk. Ich fand mittlerweile Vergleichbares bei Dibatag (1963) und Grays Wasserbock. FRÄDRICH (1964) gab Entsprechendes vom Zebraducker, AESCHLIMANN (1963) vom Schwarzrückenducker bekannt. Es ist unter Horntieren also anscheindend nicht ganz selten. Daß der Partner dazu liegen muß, sah ich erstmals beim Weißschwanzgnu. Außer der etwas dürftigen Interpretation, das Markieren werde damit für den Aktiven leichter, vermag ich vorläufig nichts weiter dazu zu sagen.

Zusammenfassung

Das Niederlegen und Aufstehen sowie verschiedene Liegestellungen des Weißschwanzgnus werden beschrieben, die Beziehungen des Liegeverhaltens zum Sich-Wälzen erörtert. Liegende Gnus orientieren sich in bestimmter Weise zur Umgebung und zum Kumpanen.

An sozialen Funktionen des Liegens sind zu nennen:

1. „Demutliegen" als Ausdruck der Unterlegenheit.
2. Anstoßnehmen des stehenden Ranghöheren am Liegen des Rangniederen.
3. Kurzfristiger Rangverlust eines dominanten Tieres während des Liegens.

Mißt man bestimmten Verhaltensweisen taxonomische Bedeutung bei, so läßt sich die Gattung *Connochaetes* kennzeichnen als Horntiere, die Paß gehen, sich wälzen und sich beim Kampf auf die Carpalgelenke niederlassen. Jedes einzelne dieser Merkmale findet sich auch noch bei anderen Horntieren; in dieser Kombination aber sind sie nur den Gnus eigen.

Summary

The present paper considers the phases of lying down and rising and the relation between lying and wallowing in Whitetailed Gnu. Lying wildebeest orientate in a certain manner to its environment and to the other members of the herd.

There are several social functions of lying:

1. Lying for appeasement as an expression of inferiority.
2. Taking offence of a standing dominant animal at the lying of a subdominant one.
3. Short period lost of rank of a dominant animal during resting.

If one considers certain behavioural patterns of taxonomic importance, than the genus *Connochaetes* represents a horned animal with a pacing stride, which rolls and lowers itself on the carpal joint when fighting. All of these characteristics can be found in other horned animals too. However, in this combination, they are to be found only in the Wildebeest.

Literatur

Aeschlimann, A. (1963): Observation sur *Philantomba maxwelli* (Hamilton-Smith) une Antilope de la Forêt éburnéenne; Acta tropica **20**, 341—368.

Backhaus, D. (1958): Beitrag zur Ethologie der Paarung einiger Antilopen; Zuchthyg. **2**, 281 bis 293.

Backhaus, D. (1959): Beobachtungen über das Freileben von Lelwel-Kuhantilopen (*Alcelaphus buselaphus lelwel* Heuglin, 1877) und Gelegenheitsbeobachtungen an der Sennar-Pferdeantilope (*Hippotragus equinus bakeri* Heuglin, 1863); Z. f. Säugetierkde. **24**, 1—34.

Burckhardt, D. (1958): Kindliches Verhalten als Ausdrucksbewegung im Fortpflanzungszeremoniell einiger Wiederkäuer; Rev. Suisse de Zool. **65**, 311—316.

Frädrich, H. (1964): Beobachtungen zur Kreuzung zwischen Schwarzrückenducker, *Cephalophus dorsalis* Gray, 1846, und Zebraducker, *Cephalophus zebra* Gray, 1838, Z. f. Säugetierkde. **29**, 46—51.

Haas, G. (1959): Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen beim Mähnenspringer (*Ammotragus lervia* Pall.); Z. Tierpsychol. **16**, 218—242.

Hediger, H. (1949): Säugetier-Territorien und ihre Markierung; Bijdr. tot de Dierkde. **28**, 171—184.

Hediger, H. (1954): Skizzen zu einer Tierpsychologie im Zoo und im Zirkus; Europa-Verlag. Stuttgart.

Schaffer, J. (1940): Die Hautdrüsenorgane der Säugetiere; Verlag Urban und Schwarzenberg, Berlin und Wien.

Schloeth, R. (1961): Das Sozialleben des Camargue-Rindes; Z. Tierpsychol. **18**, 574—627.

Tinbergen, N. (1940): Die Übersprungbewegung; Z. Tierpsychol. **4**, 1—40.

Walther, F. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen; Z. Tierpsychol. **15**, 340—380.

Walther, F. (1963): Einige Verhaltensbeobachtungen am Dibatag (*Ammodorcas clarkei* Thomas, 1891); Der Zoolog. Garten NF **27**, 233—261.

Walther, F. (1964): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* De Blainville, 1816, in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens; Z. Tierpsychol. **21**, 393—467.

Anschrift des Verfassers: Dr. F. Walther, 6241 Eppenhain/Taunus

Ein rezenter Fund eines Rattenkönigs

Von A. J. Ophof

Eingang des Ms. 10. 4. 1965

Was unter einem Rattenkönig verstanden wird, brauche ich für die Leser dieser Zeitschrift nicht näher zu erklären.

Die Zahl der bekannten Rattenkönige ist verhältnismäßig gering und die Literatur über diese Erscheinung ist sehr verbreitet und läßt sich oft nur schwer ermitteln. Ich bin denn auch der Meinung, daß die Herren Dr. Kurt Becker und Professor Dr. Heinrich Kemper sich mit ihrer Veröffentlichung „Der Rattenkönig", einem monographischen Studium über den Rattenkönig, veröffentlicht als Beiheft Nr. 2 der Zeitschrift für angewandte Zoologie 1964, den Dank all derjenigen verdient haben, die sich für diesen Gegenstand interessieren.

In dieser Veröffentlichung ist alles gesammelt, was über Rattenkönige in Europa und anderswo bekannt ist, zusammen mit einem vollständigen Literaturverzeichnis. In Anbetracht der eingehenden Behandlung dieses Gegenstandes in der obengenannten Veröffentlichung brauche ich nur noch meinen Fund eines Rattenkönigs mit einer Beschreibung davon bekanntzugeben.



Abb. 1. Der Rattenkönig von Rucphen

Der Fund

Im Februar 1963 wurde ich aufmerksam gemacht auf den Fund eines Rattenkönigs auf dem landwirtschaftlichen Betrieb des Herrn P. van Nijnatten in Rucphen in der niederländischen Provinz Nordbrabant.

Ein Piepsen von Ratten unter einem Haufen Bohnenstangen in einem offenen Schuppen auf seinem Wirtschaftshof hatte die Aufmerksamkeit des Herrn van Nijnatten auf sich gezogen. Auf das Geräusch zugehend, sah er, wie eine schwarze Ratte *(Rattus rattus)* durch eine Öffnung in dem Haufen hinausguckte. Leider erschlug er das Tier. Als er das tote Tier unter dem Holzhaufen aber fortziehen wollte, erwies sich dieses Bemühen als schwer. Dieser Umstand wurde dadurch verursacht, daß der Schwanz des Tieres mit den Schwänzen weiterer sechs schwarzer Ratten verschlungen war. Auch diese Tiere wurden erschlagen.

Der Schuppen, in dem der Rattenkönig an diesem Wintertag gefunden wurde, befand sich in ziemlich gutem Zustande; die Tiere wurden auf dem Fußboden und nicht in einem Nest gefunden. Es gab keine Nahrung in dem Schuppen. In dem an den Schuppen grenzenden Hühnerstall gab es wohl Ratten, aber das waren, soweit festgestellt werden konnte, ausschließlich braune Ratten *(Rattus norvegicus).*

Außer durch eine gut schließende — und selbstverständlich möglichst viel geschlossen gehaltene — Tür gab es keine Verbindung mit dem Schuppen. In dem Schuppen selbst waren früher nie schwarze Ratten entdeckt worden. Wohl gab es viele schwarze Ratten auf dem Dachboden des Wohnhauses, das etwa 20 Meter von dem Schuppen entfernt war. Haus und Schuppen waren durch einen gut rein gehaltenen Wirtschaftshof voneinander getrennt.

Der Rattenkönig

Der hier besprochene Rattenkönig (Abb. 1) besteht aus sieben ausgewachsenen schwarzen Ratten *(Rattus rattus)* und zwar fünf Weibchen und zwei Männchen. Alle sind, nach der Größe zu urteilen, von gleichem Alter. Sie waren gut ernährt.

Wenn wir den Knoten betrachten (Abb. 2), dann sehen wir, daß der ganze Schwanz eines der Tiere nahezu völlig in den Knoten verwickelt ist, der Schwanz der übrigen sechs Tiere nur zu einem größeren oder kleineren Stück des letzten Teiles. Um den Rattenkönig nicht zu zerstören, wurde der Knoten nicht entwirrt. Soweit man das sehen kann, scheint es daß die Schwänze nicht verwachsen sind. Wohl sind sie an den Berührungspunkten mit den anderen Schwanzteilen eingedrückt, während einige Stücke in dem Knoten etwas ödematös sind. Die Röntgenaufnahme (Abb. 3) des Knotens der Schwänze weist einige Brüche auf, sowohl einiger Wirbel als auch des Zwischenknorpels (siehe Pfeile). Bei einigen Brüchen kann man, wenigstens auf der originalen Aufnahme, Kallusbildung sehen.



Abb. 2. Der Knoten



Abb. 3. Röntgenaufnahme der Schwänze mit dem Knoten (Aufnahme: Dr. LOPEZ CARDOZO, Wageningen)

Aus dem Vorstehenden ist die Folgerung zu ziehen, daß die Schwänze schon während einiger Zeit verschlungen gewesen sind. Möglicherweise sind die Schwanzwirbel einigermaßen atrophiert. Das könnte nur durch eine histologische Untersuchung festgestellt werden. Weil das nur auf Kosten des Objektes möglich wäre und die Feststellung davon uns sowieso nicht viel weiterbringen würde in bezug auf eine Erklärung des Phänomens des Rattenkönigs, haben wir auf eine solche Untersuchung verzichtet.

Ein einziger vorspringender Schwanzpunkt, aber nur der äußerste Punkt, ist nekrotisch. Einige Schwänze weisen zwischen Basis und Knoten lauter Narben auf, und zwar derart, daß hier von einem bewußten und gelenkten Versuch zu amputieren nicht die Rede gewesen ist. In dem Knoten selbst gab es einige Strohhälmchen.

Die Nägel einiger Tiere sind etwas abgewetzt.

Den so vollständigen Betrachtungen der Herren Becker und Kemper habe ich nichts mehr hinzuzufügen. Wir wissen noch nichts mit Bestimmtheit.

Dr. G. Wiertz vom Laboratorium für Tierphysiologie der Landwirtschaftshochschule hat anläßlich meines Fundes einige Experimente angestellt um zu untersuchen, auf welche Weise ein Rattenkönig entstehen könnte. Ich erlaube mir, auf die nachstehende Beschreibung dieses Experimentes zu verweisen.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Ing. A. J. Ophof, Staatstoezicht op de Volksgezondheid, Geertjesweg 15, Wageningen, Niederlande

Experimente zur Bildung eines „Rattenkönigs"

Von G. Wiertz

Aus dem Laboratorium für Tierphysiologie der Landwirtschaftlichen Hochschule, Wageningen, Niederlande, Direktor: Prof A. M. Frens

Eingang des Ms. 10. 4. 1965

Einleitung

Der Fund eines „Rattenkönigs" in Rucphen in den Niederlanden im Februar 1963 gab Anlaß zu Berichten in Fach- (Ophof 1964) und Tagespresse. Auf Anfrage von Ir. A. J. Ophof verfertigten wir Röntgenaufnahmen des Schwanzknotens und gaben wir eine Analyse des Röntgenbildes. Dies erweckte unser Interesse für die Frage der Bildung eines Rattenkönigs.

Man hat angenommen, es sei möglich, daß ein Rattenkönig entstehe, wenn die Schwänze einiger zusammenhockender Tiere verklebten; sei es durch Eimembranreste, gefrierende Flüssigkeit (z. B. Urin), gerinnendes Exsudat einer lokalen Infektion, antrocknenden Ton, oder irgendwelche klebrige Substanz. Dieser Gedanke veranlaßte uns, experimentell die Schwanzspitzen einiger Ratten zusammenzukitten in der Hoffnung, der Versuch würde unsere Einsicht in die Bedingungen für die Bildung vermehren.

Experimentelles

Bis jetzt haben wir zwei Versuche angestellt. Beide wurden mit Albino-Laboratoriumsratten *(Rattus norvegicus)* durchgeführt, da wir leider keine schwarzen Ratten *(Rattus rattus)* zur Verfügung hatten.

Zum ersten Versuch wurden 7 junge Ratten (5 ♀♀ und 2 ♂♂) eines Wurfs verwendet mit im Durchschnitt einem Körpergewicht von 45 g und einer Schwanzlänge von 9 cm. Von dreien dieser Tiere wurden die letzten 1½ cm Schwanzlänge mit „Bisonkitt“ (einem Kitt auf Gummibasis) versehen. Nach 15 Min. an der Luft Vortrocknen wurden die drei Schwanzspitzen parallel und in gleicher Richtung aneinander geklebt. Die verklebte Stelle wurden noch weitere 15 Min. fixiert gehalten. Dann wurden die Tiere in einen Drahtgitterkäfig von 21×31×21 cm gesetzt. Sodann haben wir die Schwanzspitzen der übrigen 4 Tiere in gleicher Weise zusammengeklebt und die Tiere zu der ersten Gruppe in den Käfig gebracht.

Die Schwänze der ersten Gruppe hatten sich bis dahin noch nicht richtig verknüpft. Als jetzt aber beide Gruppen im Käfig zusammentrafen, war der Knoten innerhalb weniger Minuten gebildet und der erste experimentelle Rattenkönig entstanden.

Nach einer Viertelstunde hatte der Knoten noch an Umfang gewonnen. Dennoch gelang es zwei Tieren, deren Schwänze weniger eingeflochten waren, sich nach bzw. 17 und 20 Min. zu befreien. Etwa zwei Stunden nach der Bildung hatte der Knoten seine definitive Größe erreicht bei einer Einflechtung von ungefähr der Hälfte der Schwanzlängen; die Starre des dickeren Teiles schien der weiteren Verknotung eine Grenze zu stellen. Die Tiere gerieten aber wegen der Behinderung in große Erregung. Sie machten oberflächliche Bißwunden im eigenen Schwanz und entwickelten auch gegenseitig eine

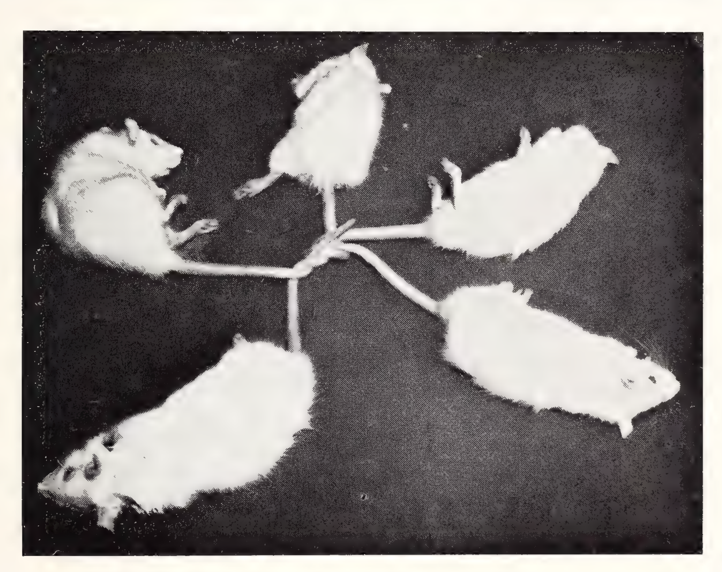


Abb. 1. Experimenteller Rattenkönig. Eine Stunde nach der Bildung (Äthernarkose) (Aufnahme: C. van Eden)

heftige Aggressivität. Wir entschlossen uns daher, vier Stunden nach der Entstehung, den Knoten unter Äthernarkose zu lösen. Zuvor versuchten wir aber noch, durch Herausnahme der Tiere aus dem Käfig und auf den Boden setzen wie der Wegfall der Raumbeschränkung im kleinen Käfig sich auswirken würde. Als gleich eines der Tiere sich frei machte durch Abreißen seines Schwanzes an der Knotenperipherie, beendeten wir den Versuch. Die verknoteten Schwanzteile zeigten einzelne Brüche und waren teilweise zyanotisch und tordiert.

Der zweite Versuch wurde mit 6 erwachsenen weißen Ratten (♀♀) von 91 bis 123 g Körpergewicht und 11 bis 12 cm Schwanzlänge ausgeführt. Die Schwanzspitzen wurden in einem Akt parallel, aber je drei in entgegengesetzter Richtung, in gleicher Weise



Abb. 2. Derselbe Rattenkönig zwei Stunden nach der Bildung (Äthernarkose) (Aufnahme C. VAN EDEN)

verklebt. Die Tiere wurden dann in einen gleichen Käfig gesetzt, wo sie sich auch in wenigen Minuten verknoteten. Alsdann wurde unter Äthernarkose der Kitt mittels Benzol aufgelöst und die zuvor verklebten Schwanzspitzen freigemacht. Nach dem Aufwachen aus der Narkose wußte ein Tier sich aus dem Knoten zu befreien.

Die beigegebenen Abbildungen zeigen diesen experimentellen Rattenkönig etwa eine (Abb. 1) bzw. zwei Stunden (Abb. 2) nach der Bildung (Aufnahmen unter Äthernarkose). Die stärkeren Schwänze der erwachsenen Tiere wurden vom Knoten weniger geschädigt. Die Aggressivität der gegenseitig behinderten Tiere war aber um so heftiger. Der Knoten wurde deswegen im Anschluß an die zweite Aufnahme gleich gelöst.

Schlußfolgerungen

Es wurde eine einfache Methode zur experimentellen Formierung eines Rattenkönigs gezeigt. Eine leichte, sogar nur kurz dauernde Verklebung, der Schwanzspitzen genügt vollauf zur festen Verknotung der durcheinander kriechenden Tiere. Dies ist in Übereinstimmung mit den zur Frage der Bildung geäußerten Hypothesen.

Beschränkung des Aufenthaltsraumes des eben gebildeten Rattenkönigs erwies sich als ebenso wichtige, zweite Bedingung. Die verknoteten Tiere sollen keine Gelegenheit haben, ihre ganze Ziehkraft auf den eben geformten Knoten einzusetzen. Leider verhinderte uns die Agressivität der weißen Varietät der braunen Ratte länger dauernde Versuche zum Studium der Überlebensmöglichkeit eines Rattenkönigs anzustellen. Es wurden auch in der Natur niemals Rattenkönige aus braunen Ratten bestehend angetroffen. Wir bemühen uns jetzt, schwarzer Ratten habhaft zu werden, um auch über längere Zeit laufende Versuche durchführen zu können.

Literatur

OPHOF, A. J. (1964): Een rattenkoning. Rat en muis **12**, 23—29.

Herrn C. VAN EDEN gebührt Dank für die Photographien.

Anschrift des Verfassers: Dr. G. WIERTZ, Laboratorium für Tierphysiologie der Landwirtschaftlichen Hochschule, Wageningen, Niederlande

Notes on *Addax nasomaculatus* (De Blainville, 1816)

By James Dolan jr.

Eingang des Ms. 28. 12. 1964

Since the onset of the 1930's, conservation groups and mammalogists alike have expressed deep concern for the future of the desert antelopes native to North Africa. Prior to the Second World War, hunting was carried on primarily with spears and dogs, with the exception of those few European and American sportsmen who penetrated into the great North African expanse. During the war years hunting by sportsmen was almost entirely eliminated, although a secondary factor, derived from military operations was added. The development of motor vehicles for use in desert regions which has had great bearing on conditions as they exist today. The use of mechanized means has enabled hunting parties to reach into areas that were formally impenetrable. Coupled with the enormous distribution of modern firearms, these two factors have played havoc among the remaining herds of desert antelopes. It is only necessary for one to review the situation surrounding the Arabian Oryx, *Oryx leucoryx* (Pallas, 1777) to realize the disastrous effect the use of motor traffic can have on a small population of animals. This mode of hunting has, unfortunately, become the vogue among soldiers, oil workers and Arab nobility, not only in Asia Minor but also in North Africa. The prohibition of such destruction is clearly a matter of education, but the question arises if this can be accomplished in time to save what remains of the wildlife. Certainly, it does not require a period of many years to completely eliminate a threatened remnant when up to one hundred individuals are slaughtered during a hunting expedition. After the great game animals disappeared, where will the attention then be focused? It is not at all unlikely that the great expanse of North African desert inhabited by so many interesting mammalian forms could easily become a lifeless waste should there be no change in the existing trend of thought.

Among the North African artiodactyls threatened with extinction is the beautiful Addax antelope (Fig. 1), *Addax nasomaculatus* (De Blainville, 1816), placed by Simpson (1945) along with the genera *Oryx* De Blainville, 1816, and *Hippotragus* Sundevall, 1846, in the tribe Hippotragini. This tribe is composed of antelops of large size, possessing horns in both sexes, which may be either straight, twisted in a corkscrewlike fashion or scimitar in form. They are of almost equal length in



Fig. 1. Adult female *Addax* formerly in the New York Zoological Garden. The animal is in winter pelage (Photo: New York Zoological Society)

both the males and females. The muzzle ist hairy, the praearbital gland being either absent or poorly developed. Inguinal glands are absent and there are four teats. The tail is relatively long, terminating in a tuft. Pedal glands are present in all four feet, the lateral hoofs well developed. The skull is large with small lachrymal vacuities that may more often than not be lacking. Lachrymal depressions and supraorbital pits are absent. The teeth have tall subquadrangular crowns with a number of accessory columns on the inner side. Formally the members of this tribe ranged from Senegambia east to the Arabian Peninsula and south into the Republic of South Africa.

Addax stands approximately 42 inches at the shoulder, the males being about 1/5 larger and heavier than the females. In build it is reminiscent of a Reindeer, *Rangifer tarandus* (Linné, 1758). The head is comparatively large, with a more or less straight basal profile, the eyes small. Although the praeorbital gland is not discernible externally, it may be present as a flat pad below the large praeorbital tufts, but more conclusive anatomical investigation is lacking. The muzzle is haired except for a thin line between and above the nostrils. The ears of a cylindrical form, medium in length and rounded at their tips. The neck is short and stocky; legs of medium length; body elongated with the back straight though slightly raised at the withers and the rump rounded. The tail is round and thick with a reduced terminal tuft. Unlike the other Hippotragini, the hoofs of Addax are, low, flat, rounded anteriorly and posteriorly and of a half-moon form (Fig. 2). It is not possible to make a distinction between the various parts of the hoof anatomy. The dew claws are large and well developed. Pedal glands are present in both fore and hind feet reperented as a small sack opening from the top of the interungual web. Inguinal glands are absent; four teats are present.



Fig. 2. The hoofs of *Addax* are low, flat, rounded anteriorly and posteriorly as in the genus *Rangifer* (Photo: San Diego Zoological Society)

In the case of *Addax* both sexes carry horns which are twisted in a spiral unlike any of the other Hippotragini. The bulls have longer and heavier horns which generally have 2½ to 3 turns, whereas those of the cows have 1½ to 2 turns. At their base they are separated by a distance of about three inches, rising then at a slight angle and spreading somewhat laterally at their tips. The horns are ringed along their basal one-half or better. Roland Ward (1962) records the record length for a set of horns taken in the Sudan as 43 inches (= 109 cm).

In the summer the pelage is short and somewhat coarse, with a short mane on the ventral surface of the neck, the latter being whitish grey-brown in color. The forelock present in both the summer and winter coat ranges from greyish-brown to black brown; the crown of the head is dark brown. A band of white hairs extends across the bridge of the nose, in front of the forelock and eyes. The lips are white as is a

spot posterior to the eyes which in some cases extends to the base of the ears. The dorsal surface of the ears is ligth greyish-white which may become browner towards the base. On their inner surface the ears are clothed with long white hairs. Shoulders, back und flanks are whitish grey-brown, although occasionally with a reddish suffusion. The fore and hind legs, as well as the breast and stomach are white to greyish-white; upper portions of the fore limbs sometimes with a brownish cast. The dew claws on all four feet are bordered with brown; likewise a brown spot generally is present on the carpal joint. The tail is white or whitish with a brown terminal tuft. Calves are uniformly reddish with only an indication of the facial markings (Fig. 3). As the animals grow older the body colorations become lighter. The hoofs and horns are greyish black. In winter the coat becomes longer and coarser, the mane fuller, extending almost to the withers. At this time of year the head, neck mane, shoulders, back and flanks deepen to greyish-brown.



Fig. 3. Addax calf — New York 4, born June 23, 1953 (Photo: New York Zoological Society)

The Addax of the Eastern Sudan described by CRETSZCHMAR as a distinct subspecies, *Addax n. addax* Cretszchmar, 1826, was retained by LYDEKKER (1913) as a valid form although its distinguishing features were not clearly known. It was said to differ from the more westerly nominate form by the shorter winter coat with a reduction of the white areas bordering the eyes. However, on the basis of preserved specimens in the American Museum of Natural History as well as living animals from the Sudan in the Chicago Zoological Garden, Brookfield, Illinois this does not appear to be the case. The Eastern animals do not differ appreciably, considering individual variation, from the animals of the Western Sahara. Therefore *Addax n. addax* Cretszchmar, 1826, should be considered synonymous with *nasomaculatus* (De Blainville, 1816).

Inhabiting desert and semi-desert regions, the Addax may be found on all types of terrain excepting mountainous. It is particularly fond of large sand dunes and hard desert ground. Unfortunately, it is not a swift runner due to its comparatively short legs and heavy body, the cows and calves being easily brought to bay when pursued on hard terrain. Generally these antelopes occur in family groups ranging from five to fifteen individuals, consisting of a bull, with a number of cows and calves. Single bulls which have been driven out of the herd are said to associate with herds of Addra Gazelles *Gazella dama* (Pallas, 1766) (HALTENORTH, 1963). During the summer rainy periods of July through September, the *Addax* wanders to the southern Sahara and Sudanese savannah, returning to the north with the onset of the winter rains in November through March. They feed on a variety of desert grasses, as well as sprouts of shrubs and trees. *Addax* is strongly migratory following the rains which produce a rapid growth of desert vegetation. Like other desert animals it is capable of sustaining for extended periods without water. During the heat of the day these antelopes can be found lying in the shade of vegetation or cliffs, becoming active in the mornings and evenings when the temperature begins to fall. In cold weather, *Addax* excavates small holes in which it sits as a protection against the wind. Unfortunately, the exact breeding season is not known, although calves are probably produced throughout

Official Register for all *Addax nasomaculatus* Living in Captivity as of January 1, 1965

Studbook Number	Sex	Studbook Name	House Name	Date of Birth	Father	Mother	Location
1	Male	Khartoum 3	Stinky	?	?	?	May 20, 1954: Hannover 1955: Brookfield
2	Female	Khartoum 4	Ma	?	?	?	May 20, 1954: Hannover 1955: Brookfield
3	Male	Vincennes 1		about 1958		40 New York 3	July 20, 1959: Hannover Aug. 16, 1963: Catskill May 19, 1964: Brookfield
4	Female	Brookfield 3	Sissy	about 1958	?	2 Khartoum 4 Ma	About 1958: Brookfield
7	Female	Brookfield 6	Poopsie	Nov. 26, 1962	?	2 Khartoum 4 Ma	Nov. 26, 1962: Brookfield
8	Male	Brookfield 7	Aurens	April 22, 1964	?	2 Khartoum 4 Ma	April 22, 1964: Brookfield
9	Female	Brookfield 8	Farrav	May 15, 1964	?	4 Brookfield 3 Sissy	May 15, 1964: Brookfield
10	Male	Chad C		?			Aug. 16, 1963: Catskill
11	Female	Chad D		?			Aug. 16, 1963: Catskill
12	Female	Chad E		?			Aug. 16, 1963: Catskill
13	Female	Chad F		?			Aug. 16, 1963: Catskill
14	Female	Chad G		?			Aug. 16, 1963: Catskill
15	Female	Chad H		?			Aug. 16, 1963: Catskill
16	Female	Chad I		?			Aug. 16, 1963: Catskill
47	Female	Catskill 4		Nov. 22, 1964	10 Chad C	?	Nov. 22, 1964: Catskill
17	Male	Chad J		?			July 8, 1963: Gelsenkirchen
18	Male	Vincennes 2		April 4, 1961	?	40 New York 3	June 19, 1962: Hannover Nov. 11, 1963: Gelsenkirchen
26	Male	Hannover 2		Jan. 9, 1964	?	?	Jan. 4, 1964: Hannover July 16, 1964: Gelsenkirchen
19	Male	Giza 1		June 26, 1956	Khartoum 1	Khartoum 2	June 27, 1956: Giza
20	Female	Khartoum 5					April 20, 1959: Giza
21	Female	Khartoum 8		?			August 15, 1961: Hannover
22	Female	Hannover 1		Jan. 15, 1962	3 Vincennes 1	21 Khartoum 8	Jan. 15, 1962: Hannover
23	Male	Chad L		?			July 8, 1963: Hannover

Studbook Number	Sex	Studbook Name	House Name	Date of Birth	Father	Mother	Location
24	Female	Chad M		?			July 8, 1963: Hannover
25	Female	Chad N		?			July 8, 1963: Hannover
27	Male	Hannover 3		Oct. 10, 1964	23 Chad L	?	Oct. 10, 1964: Hannover
28	Male	Khartoum 9		Feb. 24, 1962			Feb. 24, 1962: Khartoum
29	Female	Khartoum 10		Jubly 11, 1962			July 11, 1962: Khartoum
30	Male	Khartoum 11		Sept. 25, 1962			Sept. 25, 1962: Khartoum
31	Male	Khartoum 12		Dec. 29, 1962			Dec. 29, 1962: Khartoum
32	Female	Khartoum 13		Jan. 13, 1963			Jan. 13, 1963: Khartoum
33	Male	Khartoum 14		April 13, 1963			April 13, 1963: Khartoum
34	Male	Khartoum 15		Sept. 23, 1963			Sept. 23. 1963: Khartoum
35	Female	Khartoum 16		Nov. 4, 1964			Nov. 4, 1964: Khartoum
5	Male	Brookfield 4	Mohamad	about Nov. 1960		2 Khartoum 4 Ma	about Nov. 1960: Brookfield May 26, 1962: Oklahoma City
36	Female	Chad O	Tchad	?			Aug. 16, 1963: Oklahoma City
37	Female	Oklahoma 1		May 19, 1964	5 Brookfield 4 Mohamad	36 Chad O Tchad	May 19, 1964: Oklahoma City
38	Male	Chad A		about Aug. 1958			Feb. 9, 1959: Jardin des Plantes, Paris
39	Male	Chad B		about Aug. 1958			Feb. 9, 1959: Vincennes, Paris
40	Female	New York 3		June 29, 1951	Brookfield 1	Brookfield 2	June 29, 1951: New York Dec. 4, 1951: Vincennes, Paris
41	Female	New York 5		Feb. 24, 1955			Feb. 24, 1955: New York Oct. 31, 1955: Philadelphia
42	Male	Chad P	Mao	about 1962			Dec. 1, 1964: San Diego
43	Female	Chad Q	Mondo	about 1962			Dec. 1, 1964: San Diego
6	Male	Brookfield 5	Waldo-Kismet	March 5, 1961		2 Khartoum 4 Ma	March 5, 1961: Brookfield Nov. 1964: Tampa, Florida
44	Male	Catskill 1	Mocha	May 9, 1964	10 Chad C	?	May 9, 1964: Catskill Nov. 30, 1964: Tampa, Florida
45	Male	Catskill 2	Fataan	May 19, 1964	10 Chad C	?	May 19, 1964: Catskill Nov. 30, 1964: Tampa, Florida
46	Female	Catskill 3	Scherazad	May 26, 1964	10 Chad C	?	May 26, 1964: Catskill Nov. 30, 1964: Tampa, Florida



Fig. 4. Addax herd in the Khartoum Zoological Garden (Photo: Khartoum Zoological Garden)

the year, particularly during the rainy seasons. KENNETH and RITCHIE (1953) do not record the gestation period but it probably somewhere between ten to twelve months. A single calf is produced at birth.

Originally, the *Addax* ranged from Senegambia, although this was an assumption on the part of LYDEKKER, Rio de Oro, Algerian Sahara, Southern Tunesia south to approximately 15 degrees north and east to the Sudan and Egypt. Certain authors have also included Palestine and the Arabian Peninsula. I must, however, agree with HARPER (1945), ELLERMAN and MORRISON-SCOTT (1951) and HALTENORTH (1963) in excluding this antelope from the fauna of Asia Minor, as the statements of TRISTRAM (1884) and AHARONI (1930) are inconclusive. There are no recorded specimens of *Addax* from Asia Minor.

It is doubtful that the *Addax* ever occurred in Senegambia, but if it did it is now certainly extinct. Formerly it was to be met with in western Egypt, however, it appears that the last specimen was shot by a Bedawin hunter in the Mariut district, west of Alexandria about 1900 (HARPER, 1945). East of the Nile it is almost nonexistent. In 1885, LATASTE recorded the *Addax* as rather widespread in the Algerian Sahara, its horns being frequently sold in Laghonat, Bou-Saade and Biskra. However, HEIM DE BALSAC (1936) stated, "Today it practically exists no more in the Algerian Sahara, unless in the south of the Erg Oriental." Since that time this antelope has been exterminated in Algeria.

LAVANDEN (1924) speaks of the *Addax* as confined to the great sand dunes of the Erg south of Berresof and Bir-Aouine, Tunesia. At the time it was under strict government protection and found in herds not exceeding 15 individuals. As late as 1936 *Addax* was extremely rare, though still to be met within the Grand Erg Oriental, but it has now disappeared from the faunistic list of Tunesia.

In Libya it is close to extinction, being found as a remnant in the extreme south. HONE (1933) remarks that Italian military patrols stationed in Libya had almost exterminated the *Addax* through hunting with machine guns. ANTONIUS (1931) records

two sepcimens formally in the Vienna Zoological Garden, which were transported to Europe from Tarabulus (Tripoli).

Bordered on the west by Dahar Adrar, in the south by the Tagant Adafer and Dhar Tichitt in Mauritania and in Mali in the east by the Azaouad, the *Addax* ranges over the great sandy Hank (El Djouf) which is approximately 500×1000 km. in extent. This area lacks water and in uninhabited. Although this antelope is still fairly numerous, hunting parties of three nomadic tribes from the Adrar, the Nemadi of Tichit-Walata and Kel Arawah, do enter the area killing the *Addax* and drying its meat. The extent of the existing population is unknown but it is unlikely that it could sustain any extensive hunting. The famous Austrian animal dealer, WEIDHOLZ, transported a single female in 1927 followed by a bull and two cows in 1930 from Tombouctou (Timbuktu) to Vienna (ANTONIUS, 1931). These animals were captured in the Azaouad District of Mali.



Fig. 5. Adult male *Addax* No. 42, Chad ♂ — "Mao" (Photo: San Diego Zoological Society)



Fig. 6. Adult female *Addax* — No. 43, Chad ♀ — "Mondo" (Photo: San Diego Zoological Society)

As throughout its entire range, the *Addax* does not occur below 15 degrees north latitude in the Sudan. Apparently the present concentration is to be found in the Northern Kordofan Province and in the region of Dongola, northern Darfur. Although the animal is protected by law there are no existing game reserves in the area. The conventional game reserve would probably prove ineffective as the *Addax* is strongly prone to migration and would, therefore, be difficult to confine within a designated site. A study of the problems involving the protection of this antelope in the Sudan would be most desirable.

At the present time there is a very limited though flourishing trade in living specimens of *Addax nasomaculatus* centered in Fort Lamy, Chad. All of the specimens which have been imported alive into the United States and Germany within the last few years were captured by a European in the desert approximately 70 miles north of Fort Lamy. From what I have been able to gather, there is a heavy loss sustained during capture as the mode in which this is carried out is quite primitive. The animals are pursued by truck until they begin to tire and are then grabbed by the horns from the moving vehicle. It is my own opinion that if the game officials in Chad are to allow for the capture of *Addax*, care should be taken to see that this in done in a humane manner. The animal is too

rare to allow for unscrupulous capture and trade. Throughout the remainder of Chad these antelopes range the desert areas as far north as Tibesti and East to Ennedi.

Presently the population of *Addax* living from Mauritania to the Sudan does not exceed 5000 animals.

Fortunately, the *Addax* is a favorable subject in captivity having bred in a number of European, North American and African zoological gardens. A particularly successful herd can be seen in the Chicago Zoological Garden, Brookfield, Illinois, USA, where *Addax* has been bred and maintained since the mid-1930's. As this antelope is threatened in the wild state and is uncommon in captivity, it has been deemed advisable to establish a stud-book in order that closer observations can be maintained on those animals now living in the various zoological gardens.

I am particularly indebted to Dr. Warren Thomas, Oklahoma City, Oklahoma; Dr. Heinz Heck, Catskill, New York; Mr. Richard Naegeli, Tampa, Florida; Mr. Ronald Blakely, Chicago, Illinois; Miss Grace Devall, New York, New York; Dr. Ermanno Bronzini, Rome, Italy; Dr. Jacques Nouvel, Paris, France; Herr Garlef Müller-Langenbeck, Hannover, Germany; Dr. A. M. Monaiery, Cairo, UAR; and Dr. Mohd. Mubarak Beshira, Khartoum, Sudan, for information pertinent to the establishment of a stud-book for *Addax nasomaculatus* (De Blainville, 1816).

The following stud-book has been established after the form used by Dr. Erna Mohr for *Equus p. przewalskii* Poliakov, 1881. and will be maintained by the San Diego Zoological Society on behalf of the International Union for the Conservation of Nature and Natural Resources and its Survival Service Commission. Each animal will be carried on an individual card, blue for males, pink for females. A complete series of these cards will be kept by the San Diego Zoological Society, the IUCN and a further reference series by Miss Caroline Jarvis, Editor of the International Zoo Year Book. All zoological Gardens exhibiting *Addax nasomaculatus* will receive cards specific to their animals.

Unfortunately, many of the older zoological gardens have kept very incomplete records and in some cases there are no records at all, so that it has been necessary to piece a great deal of the information together. The Brookfield Zoological Garden and the Zoological Garden in Khartoum have been breeding *Addax* since the 1930's, Giza perhaps even longer, but the older records are lacking. Therefore, I named a pair of *Addax* sent to New York in 1946, Brookfield 1 and 2 since are the first Brookfield bred animals of which there is any record. A pair of these antelopes sent to Giza from Khartoum in 1954 have been named Khartoum 1 and 2 and the only recorded Giza bred animal, Giza 1. Without a doubt there have been a number of *Addax* bred in Giza, but they are unrecorded.

All of the captive *Addax* imported from Chad carry the stud name Chad, beginning with A.

Authors address: Dr. James M. Dolan, Jr., San Diego Zoological Garden, P. O. Box 551, San Diego, California 92112, U.S.A.

Bibliography

Aharoni, J. (1930): Die Säugetiere Palästinas. Zeitschr. f. Säugetierkunde, vol. 5, Berlin. S. 327—343.

Antonius, Otto (1931): Bemerkungen zu den Tieren des Weidholz-Imports 1930. Der Zool. Garten (NF), 4 Bd., Heft 6/7, S. 204—222, Leipzig.

Ellerman, J. R., and Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals. British Museum, (NH), London.

Haltenorth, Th. (1963): Klassifikation der Säugetiere: Artiodactyla. In Handbuch der Zoologie, 8 Bd. 32 Lieferung, Berlin.

HARPER, FRANCIS (1945): Extinct and Vanishing Mammals of the Old World. Baltimore.
HEIM DE BALSAC, H (1936): Biogéographie des mammifères et des oiseaux de l'Afrique du Nord. Bull. Biol. France et Belgique, Suppl. 21, p. 1—447.
HONE, ELIZABETH (1933): African Game Protection. Spec. Pub. Am. Committee International Wild Life Protection, vol. I, no. 3, p. 1—45, Cambridge Mass.
LATASTE, FERNAND (1885): Étude de la faune des vertébrés de Barbarie (Algerie, Tunisie et Maroc). Actes Soc. Linnéenne Bordeaux, Vol. 39.
LAVAUDEN, Louis (1924): La chasse et la faune cynégétique en Tunisie (Ed. 2), Tunis.
LYDEKKER, Richard (1913): Catalogue of the ungulate mammals in the British Museum. London.
SIMPSON, GEORGE G. (1945): The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Nat. Hist. Mus. **85**, 350 S., New York.
TRISTRAM, H. B. (1884): The fauna and flora of Palestine. London.
WARD, ROLAND (1962): Records of Big Game. IIth. ed (Africa), London.

Analyse von drei populationsdynamischen Faktoren bei *Apodemus flavicollis* (Melch.)[1]

Von JAROSLAV PELIKÁN

Aus dem Institut für Wirbeltierforschung der Tschechoslowakischen Akademie der Wissenschaften in Brno

Eingang des Ms. 11. 12. 1964

In meiner vorigen Arbeit (PELIKÁN, 1964) veröffentlichte ich eine vergleichend analytische Studie über einige populationsdynamische Faktoren in den südmährischen Populationen von *Apodemus sylvaticus* (L.) und *A. microps* Kr. et Ros. In dem vorliegenden Beitrag möchte ich dieselben Faktoren für die dritte Art, *Apodemus flavicollis* (Melch.), aus demselben Gebiet zusammenfassen. Es handelt sich also wieder um Geschlechtsverhältnis und dessen Schwankungen, um die Wurfgröße und um die Länge und Intensität der Vermehrung im Laufe des Jahres.

Material, welches mir zur Verfügung stand, besteht zusammen aus 2160 Individuen von *A. flavicollis*, und stammt wieder aus der breiteren Umgebung von Hodonín in Südmähren. Dieses Material wurde in den Jahren 1953—1964 erbeutet, und zwar gelegentlich derselben Exkursionen, von welchen auch die Ausbeute von *A. sylvaticus* und *A. microps* stammt. Zum Unterschied von diesen beiden Arten, die nur in den Feldern und Sträuchern erbeutet wurden, stammen alle Fänge des *A. flavicollis* im Gegenteil nur von den Waldbiotopen. Das ganze Material wurde in normalen Klappfallen gefangen und mit den laufenden theriologischen Methoden bearbeitet. Nähere bioklimatische und methodische Angaben sind in meiner vorigen Arbeit (PELIKÁN, 1964), sowie in der Arbeit über die Ökologie von *A. microps* (HOLIŠOVÁ, PELIKÁN und ZEJDA 1962) angegeben.

Geschlechtsverhältnis

Im ganzen Material von 2160 Stück überwiegen einigermaßen die Männchen, die 54,6 % der ganzen Ausbeute bilden (Tab. 1, Säule 4). Die Abweichung von dem idealen Verhältnis 1:1 ist statistisch hoch gesichert ($\varkappa^2 = 18{,}52$; $P < 0{,}01$). Im Laufe des

[1] Frau Dr. h. c. ERNA MOHR zum 70. Geburtstag gewidmet.

Tabelle 1

Übersicht des Materials von *A. flavicollis* aus Südmähren

Monat	S	Männchen		geschl. aktiv		Weibchen	trächtig o. säug.	
		n	%	n	%	n	n	%
I	79	44	55,7	5	11,4	35	—	—
II	127	69	54,3	55	79,7	58	24	41,4
III	134	69	51,5	67	97,1	65	37	56,9
IV	74	34	45,9	32	94,1	40	30	75,0
V	140	74	52,8	55	74,3	66	38	57,6
VI	153	95	62,1	54	56,8	58	19	32,7
VII	341	182	53,4	70	38,5	159	21	13,2
VIII	274	159	58,0	70	44,0	115	11	9,6
IX	69	43	62,3	13	30,2	26	3	11,5
X	382	194	50,8	5	2,6	188	7	3,7
XI	220	133	60,4	4	3,0	87	1	1,1
XII	167	84	50,3	—	—	83	—	—
S	2160	1180	54,6			980		

Hauptteiles der Vermehrungsperiode (März bis September) ist die Überzahl von Männchen in der Ausbeute noch größer, da sich die Beweglichkeit der Männchen infolge des Aufsuchens der Weibchen noch steigert; von 1185 Individuen sind 656 Männchen, d. h. 55,4 % ($\varkappa^2 = 13,38$; $P < 0,01$). Außerhalb dieser Zeitspanne, im Oktober bis Februar, sinkt im Gegenteil die Überzahl von Männchen auf 53,7 % (von 975 Individuen sind 524 Männchen); auch in diesem Fall ist das Übergewicht von Männchen fast hoch nachweisbar ($\varkappa^2 = 5,30$; $P \doteq 0,02$).

Im Laufe des Jahres weist das Geschlechterverhältnis in der Ausbeute im ganzen nur geringe Schwankungen auf. Die Überzahl von Männchen (Abb. 1) — als gleitender Durchschnitt von drei Werten hergestellt — ist mehr oder weniger markant in allen Monaten; nur im März und April ist das Geschlechterverhältnis fast ausgeglichen.

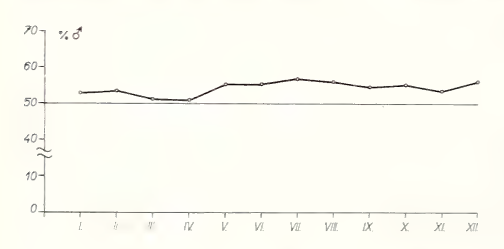


Abb. 1. Anteil der Männchen von *A. flavicollis* in der Ausbeute in den einzelnen Monaten (gleitender Durchschnitt von drei Werten)

Wenn wir diese Verhältnisse mit dem Zustand bei *A. sylvaticus* und *A. microps* vergleichen (l. c. 1964, p. 244, Abb. 1), so sehen wir, daß der Überschuß an Männchen in der Ausbeute von *A flavicollis* nur schwach höher ist als bei *A. sylvaticus* aus demselben Gebiet (52,0 % ganzjährlich). Dagegen sind die Verhältnisse bei *A. microps,* mit ihrer riesigen Überzahl von Männchen in der Ausbeute (62,3 %), ganz außerordentlich.

Wurfgröße

In unserem südmährischen Material wurden trächtige Weibchen von Februar bis Oktober gefunden, und die Wurfgröße wurde nach der Embryonenzahl bei 119 *A. flavicollis*-Weibchen festgestellt (Tab. 2). Die Embryonenzahl in diesem Material schwankt von 2 bis 8 Stück in einem Wurf; die durchschnittliche Wurfgröße beträgt 5,04 Junge je Wurf, also die kleinste Zahl von allen verglichenen Arten. Der entsprechende Durch-

Tabelle 2

Wurfgröße nach der Embryonenzahl

Monat	Embryonenzahl									S	$\bar{x}$	$s_{\bar{x}}$
	1	2	3	4	5	6	7	8	9			
II			3	5	3					11		
III			1	6	3	2	1			13		
IV					11	4	2	1		18		
V		1		5	13	8	5			32	32—7	
VI			1	4	3	2	2			12	5,20	0,143
VII		1		4	3	6	3			17		
VIII				3	2	2				7		
IX			1			2				3		
X				2	2	1	1			6		
S		2	6	29	40	27	14	1		119	5,04	0,107

schnitt in derselben Gegend ist nämlich bei *A. sylvaticus* 5,57 und bei *A. microps* sogar 6,36 Junge je Wurf. Die Unterschiede zwischen diesen Werten sind statistisch hoch gesichert; im Vergleich mit *A. sylvaticus* $t = 3,48$, $P < 0,01$, und im Vergleich mit *A. microps* ist $t = 7,25$, $P < 0,01$.

Inmitten der Vermehrungsperiode (Mai bis August), wenn die Wurfgrößen bei den Kleinnagern am größten sind, wurde die Embryonenzahl bei 68 Weibchen des *A. flavicollis* festgestellt. Die durchschnittliche Wurfgröße in diesem Zeitabschnitt beträgt 5,20 Junge je Wurf. Die entsprechenden Werte für *A. sylvaticus* und *A. microps* sind wieder deutlich größer (5,85 und 6,40), wobei diese Unterschiede wieder statistisch hoch gesichert sind *(A. sylvaticus:* $t = 3,12$, $P < 0,01$; *A. microps:* $t = 5,61$, $P < 0,01$).

Es ist also ersichtlich, daß *A. flavicollis* in Südmähren die kleinste durchschnittliche Wurfgröße aufweist. *A. sylvaticus* nimmt dabei eine Mittelstellung ein, während die größten durchschnittlichen Würfe bei *A. microps* vorkommen.

Die Länge der Vermehrungsperiode

Die Länge und Intensität der Vermehrung im Laufe des Jahres wird auf Grund der Anwesenheit und Zahl von geschlechtsaktiven Individuen in der Population beurteilt (Tab. 1, Säule 5–6 und 8–9, Abb. 2).

Vom Januar besitzen wir im ganzen 5 Populationsproben aus verschiedenen Jahren (Lednice 1954, Hodonín 1956, 1960, 1961 und 1964). Nur in 2 von diesen (1954, 1961) konnte schon ein Teil der Männchen in voller Aktivität gefunden werden, während alle Weibchen inaktiv blieben (ohne sichtbare Zeichen der Trächtigkeit oder des Säugens).

Im Februar ist der Anteil von geschlechtsaktiven Individuen schon sehr hoch, u. zw. in allen 6 vorhandenen Proben (Lednice 1954, 1961, Hodonín 1958, 1959, 1960 und 1961). Der Durchschnitt beträgt bei Männchen 79,7 % und bei Weibchen 41,4 %. Sehr bemerkenswert ist die Probe aus Hodonín 1961; in diesem Jahre war der Februar sehr warm, und in der Ausbeute von 25 Männchen und 21 Weibchen waren nur 3 Männchen und 3 Weibchen geschlechtlich inaktiv. Das Gewicht zweier von diesen inaktiven Individuen war auffallend niedrig; das Männchen Nr. 4779 wog nur 10,7 g und das Weibchen Nr. 4778 sogar nur 9,8 g (Fangdatum 24. 2. 1961). Aus dieser Tatsache läßt sich erkennen, daß die beiden Tiere nur etwa 4–5 Wochen alt waren, und daß sie aus ganz frühen Würfen vom Ende Januar oder Anfang Februar stammten. In dieser Hinsicht

war der warme Beginn des Jahres 1961 ganz außerordentlich wirksam, und einzelne *A. flavicollis*-Weibchen mußten in der südmährischen Population schon etwa Mitte Januar trächtig geworden sein.

In den weiteren Monaten finden wir den größten durchschnittlichen Anteil von aktiven Männchen im März und April (97,1 und 94,1 %); bei den Weibchen ist das Maximum im April (75,0 %). Im weiteren Verlauf weist die Kurve bei den beiden Geschlechtern eine deutlich sinkende Tendenz auf. Diese Tatsache ist äußerst bemerkenswert, weil nämlich auch inmitten der Vegetationsperiode — also in einer für die Populationsentwicklung relativ optimalen Zeit — der Anteil von geschlechtlich aktiven Individuen in der Population relativ niedrig ist. Dieser Anteil ist bei den Männchen im Juni noch etwas höher (56,8 %); vom Juli bis September bewegt er sich dagegen nur um 40 %. Die Menge der graviden oder säugenden Weibchen ist viel niedriger; sie beträgt im Juni noch 32,7 %, während dieser Prozentsatz im Juli bis September nur um 10 % schwankt.

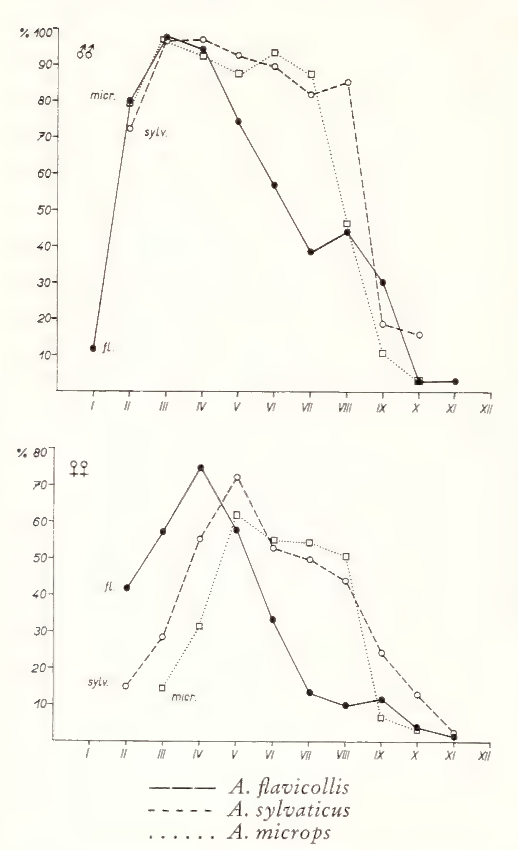


Abb. 2. Anteil der geschlechtsaktiven Individuen in der Ausbeute von allen drei studierten Arten

Die Vermehrungsperiode hört im Oktober und November auf. Im Oktober beträgt der Anteil von aktiven Individuen bei beiden Geschlechtern nur noch 3—4 %; in 6 Oktober-Proben befinden sich nur in einem Falle (Hodonín 1960) aktive Männchen und gravide Weibchen. In 7 November-Proben finden wir nur in zwei Fällen ganz vereinzelte aktive Individuen (Hodonín 1959 1 Männchen, Hodonín 1962 3 Männchen aktiv, 1 Weibchen säugend, knapp nach dem Wurf).

Aus dieser Übersicht ist ersichtlich, daß in der südmährischen *A. flavicollis*-Population die Vermehrungsperiode relativ lang ist; sie dauert vom Februar bis November, also volle 10 Monate. Unter günstigen Wetterbedingungen und guten trophischen Verhältnissen werden einige Weibchen schon im Januar trächtig, wie das die Erbeutung von jungen subadulten Individuen in der zweiten Hälfte von Februar 1961 beweist.

Wenn wir diese Verhältnisse mit denjenigen von *A. sylvaticus* und *A. microps* aus demselben Gebiet vergleichen, so sehen wir (Abb. 2), daß hier Unterschiede in der Länge der Vermehrungsperiode bestehen, u. zw. hauptsächlich im Vergleich mit *A. microps.* Bei den Männchen von *A. sylvaticus* und *A. microps* finden wir die geschlechtsaktiven Individuen in der Population erst im Februar, aber etwa in derselben Menge wie bei *A. flavicollis,* was nicht auf einen so viel späteren Eintritt der Geschlechtsaktivität deutet. Dagegen bei den Weibchen, welche eigentlich primär die Existenz der Vermehrung bedingen, ist die Verspätung ganz deutlich; bei *A. microps* etwa um einen Monat, bei *A. sylvaticus* aber etwas weniger, wenn wir die Tatsache in Betracht ziehen,

daß der Anteil aktiver Weibchen im Februar mehr als zweimal kleiner ist, als bei den *A. flavicollis*-Weibchen.

Zur Zeit der Beendigung der Vermehrungsperiode zeigt sich ein deutlicher Unterschied im Vergleich mit *A. microps*, bei welcher Art die Vermehrung wieder um etwa einen Monat früher aufhört, als bei *A. flavicollis*. Dagegen endet bei *A. sylvaticus* die Vermehrungsperiode im Durchschnitt etwa zur gleichen Zeit wie bei *A. flavicollis*.

Sehr bemerkenswert ist der Unterschied im Anteil der geschlechtlich aktiven Individuen in der Population. Bei *A. flavicollis* finden wir das Maximum zeitig im Frühling, schon im März und April, während bei den übrigen Arten das Maximum etwa um einen Monat zur Mitte der Vegetationsperiode hin verschoben ist. Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Adamczewska (1961) spricht für die südmährische *A. flavicollis*-Population kein Beweis dafür, daß in einigen Jahren der Anfang der Vermehrungsperiode nicht im Frühjahr begänne und bis zum Herbst (August—Dezember) verschoben wäre.

Diskussion

Geschlechterverhältnis. — Der Anteil von 54,6 % der Männchen in der südmährischen *A. flavicollis*-Population entspricht am meisten dem Resultat von Sviridenko, 54,8 % (Sviridenko 1951, n = 3806, europäischer Teil der USSR). Nurullina (1957) hat noch einen größeren Anteil von Männchen festgestellt, 56,6 % (n = 949, aus demselben Raume), Stein (1953) dagegen gibt einen kleineren Anteil an, 52,8 % (n = nur 108 Stück, Mark Brandenburg).

A. sylvaticus weist dagegen ein mehr ausgeglichenes Geschlechterverhältnis in der südmährischen Population auf (52,0 %, n = 1742). Praktisch dasselbe Verhältnis wurde in der Population von Wytham Woods (Berkshire, England) festgestellt, u. zw. 51,2 %, was auf Grund des von Miller (1958, n = 352) und Kikkava (1964, n = 554) veröffentlichten Materials feststellbar ist. Ganz unterschiedlich ist dagegen das Resultat von Stein, 56,3 % (1953, n = 1018, Mark Brandenburg), was in bezug auf das reichliche Material auf die Möglichkeit eines Unterschiedes zwischen den beiden Populationen hinweisen könnte. Das Resultat von 60,3 % Männchen (Felten 1952, n = 212, Rhein-Main-Gebiet) läßt bisher keine Erwägungen zu, weil das Material beschränkt war.

Der gegenseitige Vergleich dieser oder anderer Resultate ist aber nur unter der Voraussetzung möglich, daß die festgestellten Werte auf Grund von reichlichem Material, welches methodisch gleich im Laufe des ganzen Jahres und womöglich auch in mehreren Jahren gesammelt wurde, ausgewertet werden. Außerdem, wie unsere weiteren Untersuchungen beweisen, bestehen Unterschiede auch im Geschlechterverhältnis bei den verschiedenen Teilen einer Populationsprobe. Es wäre deswegen verfrüht, irgendwelche Schlußfolgerungen auf Grund dieses Vergleiches ziehen zu wollen. Bei der dritten von uns untersuchten Art, *A. microps*, wird es notwendig sein, das außerordentliche Übergewicht der Männchen in der Ausbeute (62,3 %, n = 1728) durch weitere Untersuchungen zu erklären.

Wurfgröße. — Die Unterschiede in der durchschnittlichen Wurfgröße bei den drei untersuchten Arten in Südmähren betrachten wir als nachgewiesen. Reichlicheres Material und konkrete Angaben über die Embryonenzahl konnten wir nur in der Arbeit von Nurullina (1957) finden, wo bei den 74 graviden Weibchen von *A. flavicollis* die durchschnittliche Zahl von Embryonen 5,78 Stück beträgt (Juni bis September 1950 und 1951, Kreis Balaschow).

Der Vergleich der Wurfgröße in verschiedenen Gebieten ist vom Standpunkt des Materiales her gesehen noch anspruchsvoller als im Falle des Geschlechterverhältnisses, und zwar in bezug auf die größere Anzahl von Faktoren, welche die Wurfgröße beein-

flussen (siehe z. B. die Daten über *Microtus arvalis,* die in der letzten Zeit von REICHSTEIN 1964 zusammengetragen wurden).

Vermehrungsperiode. — Wie die bisherigen Kenntnisse zeigen (z. B. SVIRIDENKO 1951, NURULLINA 1957, ADAMCZEWSKA 1961), ist die Art *A. flavicollis* in bezug auf Länge und Intensität der Vermehrung eine äußerst plastische Waldform, welche empfindlich auf die klimatischen und trophischen Faktoren reagiert. Nach SVIRIDENKO (1951: 56—57) dauert in den nördlichsten Teilen ihres Areales (im europäischen Teile der USSR) die winterliche Unterbrechung der Vermehrung 5—6 Monate, in den wärmeren Gebieten dagegen nur 2 Monate, und in den südlichsten Gebieten (Ufer des Schwarzen Meeres) kommt es sogar fast nicht mehr zu einer winterlichen Ruhepause. Von diesem Standpunkt aus betrachtet, zeigen sich die Verhältnisse Südmährens mit ihrer Länge der Vermehrungsperiode von fast 10 Monaten als sehr günstig für *A. flavicollis.* Ähnliche Verhältnisse existieren wahrscheinlich auch in dem Nationalpark von Białowieza, wenn wir die beiden sogenannten Vermehrungsperioden, wie sie von ADAMCZEWSKA (1961: 8) begrenzt wurden, summieren.

Sehr bemerkenswert sind die Unterschiede zwischen *A. flavicollis* und *A. sylvaticus* im Eintritt der Vermehrung im Frühling. Auf den zeitlichen Anfang der Vermehrung von *A. flavicollis* hat als erster STEIN (1950) aufmerksam gemacht, und er betrachtet diesen Unterschied als artspezifisch. Zu derselben Ansicht kamen auch KRATOCHVÍL und ROSICKÝ (1952). Es erhebt sich jedoch die Frage, ob dieser Unterschied in dem ganzen Areal besteht, in dem die beiden Arten gemeinsam vorkommen.

Die Erklärung dieser Erscheinung kann aber auch in den ökologischen Beziehungen vermutet werden. Wie schon gesagt, ist *A. flavicollis* eine ausgeprägt spezialisierte Waldform. Das Mikroklima der Waldbiotope ist mehr ausgeglichen und auch milder als das Mikroklima von Feldbiotopen oder sonstigen waldlosen Standorten, welche im Gegenteil chorologisch die leitenden Biotope von *A. sylvaticus* und *A. microps* darstellen. Auch die Versteckmöglichkeiten sind besser im Walde, wo auch keine agrotechnischen Maßnahmen getroffen werden. Den wichtigsten Faktor sehen wir aber in den günstigeren Nahrungsverhältnissen im Walde. In Südmähren bilden die Hauptnahrung von *A. flavicollis* vor allem die Eicheln und Lindensamen (HOLIŠOVÁ 1962), die — wie die Mehrzahl der Samen von Waldbäumen — im Herbst oder im Winter abfallen. Es waren eben die günstigen trophischen Bedingungen, welche in den Jahren 1959 bis 1961 auf denselben Lokalitäten und Biotopen *primär* die Wintervermehrung von *Clethrionomys glareolus* verursacht haben (ZEJDA 1962). *A. flavicollis* hat also im Laufe des ganzen Winters einen guten Zutritt zur Nahrung, die auf dem Boden liegt, die aber auch auf den Sträuchern und Bäumen erreichbar ist — dank der ausgezeichneten Kletterfähigkeit dieser Art. Deswegen ist die physische Kondition der Tiere nicht nur im Herbst ausgezeichnet, sondern noch im Winter meist sehr gut, und so kommt es — mit Hinblick auf das günstigere Waldklima — zum Eintritt der Geschlechtsaktivität bei *A. flavicollis* nicht nur früher, sondern auch mehr spontan als bei den beiden Feldformen. In welchem Ausmaß diese ökologisch bedingten Eigenschaften genetisch fixiert sind, kann erst auf Grund von Zuchtversuchen entschieden werden.

Die zeitige Frühlingsvermehrung bedingt die schnelle Entwicklung der Population im Laufe der Vegetationsperiode. Die Jungen aus den späteren Würfen nehmen nicht mehr an der Vermehrung teil, so daß später im Jahr der Anteil von geschlechtlich aktiven Individuen in der Population stark abnimmt. Gegen Ende des Sommers — schon zur Zeit der Reifung von Eicheln und sonstigen Samen — kommt es zu einer Konzentrierung von *A. flavicollis* an den Stellen der größten Eichelmast, und es ist möglich, daß bei diesen größeren Dichten hemmende Faktoren in der Population zur Geltung gebracht werden, wie dies z. B. bei den Gradationsdichten der Feldmaus der Fall ist.

Zusammenfassung

Es wurde eine analytische Auswertung von drei populationsdynamischen Faktoren in der südmährischen *A. flavicollis*-Population sowie ein Vergleich mit denjenigen von *A. sylvaticus* und *A. microps* aus demselben Gebiet durchgeführt. Bei allen drei Arten überwiegen in der Ausbeute die Männchen, wobei diese Überzahl bei *A. sylvaticus* gering (52 %), bei *A. flavicollis* deutlicher (54,6 %) und bei *A. microps* sehr ausgeprägt (62,3 %) ist. Die durchschnittliche Wurfgröße ist am geringsten bei *A. flavicollis* (im Laufe der ganzen Vermehrungsperiode 5,04, im Mai bis August 5,20), mittelgroß bei *A. sylvaticus* (5,57 und 5,84) und am größten bei *A. microps* (6,36 und 6,40). Die Länge der Vermehrungsperiode ist umgekehrt proportional zu der Wurfgröße. Sie ist durchschnittlich am längsten bei *A. flavicollis* (10 Monate), nur wenig kürzer bei *A. sylvaticus* (9 Monate) und am kürzesten bei *A. microps* (nur etwa 8 Monate). Zum Unterschied von den beiden Feldarten, *A. sylvaticus* und *A. microps,* ist die maximale Vermehrungsintensität bei *A. flavicollis* in die zeitliche Frühjahrsperiode verschoben, zweifellos infolge der besseren mikroklimatischen Bedingungen und anderer trophischer Beziehungen im Ökosystem des Waldes.

Summary

Three dynamic factors were evaluated in the South-Moravian population of *Apodemus flavicollis* (Melch.) and compared with those of *A. sylvaticus* (L.) and *A. microps* Kr. et Ros. from the same area. In all three species concerned, there is a preponderance of males during the whole year; in *A. sylvaticus,* the preponderance is small (52,0 %), in *A. flavicollis* it is more distinct (54,6 %), whilst it is very high in *A. microps* (62,3 %). In average, the litter size is smallest in *A. flavicollis* (during the whole breeding season 5,04 embryos per litter; in peak of the season, May to August, it averages 5,20), middle sized in *A. sylvaticus* (5,57 and 5,84) and largest in *A. microps* (6,36 and 6,40). Length of the breeding period is indirectly related to the litter size. The breeding period is largest, in average, in *A. flavicollis* (10 months), somewhat shorter in *A. sylvaticus* (9 months) and shortest in *A. microps* (8 months). In contrast to both field forms, *A. sylvaticus* and *A. microps,* the maximal proportion of sexually active individuals is shifted to the early spring in *A. flavicollis,* because of better microclimatic conditions and other nutritional adaptations in the ecosystem of woods.

Literatur

Adamczewska, K. A. (1961): Intensity of reproduction of the *Apodemus flavicollis* (Melch.) during the period 1954—1959. Acta Ther. **5**, 1—21.

Felten, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus und der Gelbhalsmaus im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. Zool. Beitr. **3**, 187—206.

Holišová, V. (1962): Untersuchungen über die Nahrung von drei *Apodemus*-Arten. Dissertationsarbeit verteidigt 1962 auf der Tschech. Akad. Wiss., Brno, im Manuskript.

Holišová, V., Pelikán, J., u. Zejda, J. (1962): Ecology and population dynamics in *Apodemus microps* Krat. et Ros. Acta Acad. Sci. Cech. Basis Brun. **34**, 493—540.

Kikkawa, J. (1964): Movement, activity and distribution of the small rodents *Clethrionomys glareolus* and *Apodemus sylvaticus* in woodland. J. Anim. Ecol. **33**, 259—299.

Kratochvíl, J., u. Rosický, B. (1953): Zur Bionomie und Taxonomie der in der Tschechoslowakei lebenden *Apodemus*-Arten, II. Fol. Zool. Entom. **16**, 3—24.

Miller, R. S. (1958): A study of a wood mouse population in Wytham woods, Berkshire. J. of Mamm. **39**, 477—493.

Nurullina, A. N. (1957): Saisonenzyklus der Vermehrung von *Apodemus flavicollis* (Melch.) und *Clethrionomys glareolus* Schreb. in Eichenwäldern des Balaschow-Gebietes (russisch). Trudy Inst. Lesa AN SSSR **35**, 122—136.

Pelikán, J. (1964): Vergleich einiger populationsdynamischer Faktoren bei *Apodemus sylvaticus* (L.) und *A. microps* Kr. et Ros. Z. Säugetierkunde **29**, 242—251.

Reichstein, H. (1964): Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall.). Z. f. wiss. Zool. **170**, 112—122.

Stein, G. H. W. (1950): Über Fortpflanzungszyklus, Wurfgröße und Lebensdauer bei einigen kleinen Nagetieren. Schädlingsbek. **42**, 1—10.

Stein, G. H. W. (1953): Über das Zahlenverhältnis der Geschlechter bei der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pall.). Zool. Jahrb., Syst. **82**, 1—156.

Sviridenko, P. A. (1951): Vermehrung und Massenwechsel von *Apodemus flavicollis* (Melch.) (russisch). Trudy Inst. Zool. AN USSR **6**, 46—77.

Zejda, J. (1962): Winter breeding in the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. Fol. Zool. **11**, 309—321.

Anschrift des Verfassers: Ing. Dr. Jaroslaw Pelikán SCs, Institut für Wirbeltierforschung, Brno, Drobného 28, ČSSR.

Beitrag zur Morphologie und Lebensweise der zentralamerikanischen Maus *Reithrodontomys mexicanus*[1]

Von Helmuth O. Wagner

Eingang des Ms. 8. 2. 1964

Die Lebensweise der Kleinnager in den Tropen und Subtropen ist wenig bekannt. Während meiner Sammeltätigkeit in Mexico brachte ich annähernd zehntausend Säugetiere zusammen, von denen Aufzeichnungen über Fangbiotop, Verhaltensweise, Fortpflanzung und Haarwechsel vorliegen. Einiges sei über die arboral lebende Buschmaus (*Reithrodontomys mexicanus* de Sausure) berichtet.

In der Gattung *Reithrodontomys* sind 14 bis 17 cm lange Mäuse, deren Schwanz mehr als die Hälfte der Körperlänge ausmacht, zusammengefaßt. Sie ähneln im Aussehen mit ihrem Haarkleid in den verschiedensten Brauntönen und einer hellen Unterseite, unseren Waldmäusen, nur sind sie kleiner. Ihr Verbreitungsgebiet reicht von Kanada bis Panama. Hinzu kommt noch das isolierte Vorkommen von 3 der 12 beschriebenen Unterarten von *R. mexicanus* in den Anden Equadors und Kolumbiens. Die 17 bekannten Arten des Genus verteilen sich auf zwei Gruppen. Das nordische Subgenus *Reithrodontomys* ist in der offenen Landschaft ansässig. In den extrem regenarmen Gegenden Mexikos fehlen sie, sobald zeitweilig der nächtliche Taufall aussetzt und sie damit ihren Wasserbedarf nicht mehr aus ihm decken können. Bei Trockenfütterung starben *R. megalotis* im Versuch nach 5 bis 7 Tagen. Das zweite Subgenus *Aporodon* mit neun Arten (Hooper 1952) lebt südlich des Wendekreises des Krebses. Zu ihm gehört die von allen Arten am weitesten nach Norden und Süden vorkommende mexikanische Buschmaus. Zwei ihrer bis heute beschriebenen zwölf Unterarten – R. *m. scansor* und *R. m. howelli*, auf denen diese Aufzeichnungen beruhen, begegneten mir südlich des Isthmus von Tehuantepec im Staate Chiapas. Der von mir (1961) angegebene Fundort im zentralen Hochland ist ein Irrtum, es handelt sich um die nahe verwandte Art *R. microdon*.



Abb. 1. In den Büschen und Bäumen des immergrünen schmalen Galleriewaldstreifens entlang der Flüsse in der Savanne lebt *Reithrodontomys mexicanus scansor.*

Während sich das Subgenus *Reithrodontomys* auf dem Erdboden im Gras und Krautwerk aufhält, gilt die Gruppe *Aporodon* für semiarboral (Hooper 1952, Hall & Kelson 1959). Ich möchte *R. mexicanus* – wahrscheinlich trifft dies

[1] Prof. Dr. Klaus Zimmermann zum 70. Geburtstag gewidmet.

für das ganze Subgenus zu, auch *R. gracilis* fing ich auf Lianen und Büschen an der pazifischen Küste von Chiapas — als einen typischen Bewohner des Ast- und Zweigwerks der Büsche und Bäume bezeichnen. Nur gelegentlich kommen sie ebenso wie Eichhörnchen, deren Lebensweise man trotzdem nicht als semiarboral bezeichnet, auf den Boden. Die Seltenheit in den Sammlungen und der relativ häufige Fangort auf dem Boden hängt nach meinen Erfahrungen mit der Arbeitsmethode der Fänger zusammen. Sobald der Sammler seinen Unterhalt durch Fang decken muß, ist eine Bevorzugung von Plätzen, die gute Ergebnisse versprechen, nur zu verständlich. Auf dem Erdboden waren in Mexiko 3 bis 20 Fallen von 100 pro Nacht besetzt (Massenansammlungen in der Kulturlandschaft ausgenommen). Im Durchschnitt sind dies gut 10 %. Stellte ich sie auf Lianen, Büsche und Bäume, so war das Fangergebnis nur etwas über 2 %. Wie unvorstellbar dünn die Besiedlungsdichte im tropischen Feucht- und Regenwald sein kann, erfuhr Bole (Aldrich & Bole 1937), der in Panama mit nächtlich über 100 Fallen in zwei und einem halben Monat 141 Tiere fing.



Abb. 2. Als Folge des Lichteinfalls reichen im tropischen Feuchtwald entlang der Wasserläufe das grünende Astwerk und Lianen bis auf den Boden herab. In ihm wurde vorzugsweise *Reithrodonthomys mexicanus howelli* gefangen.

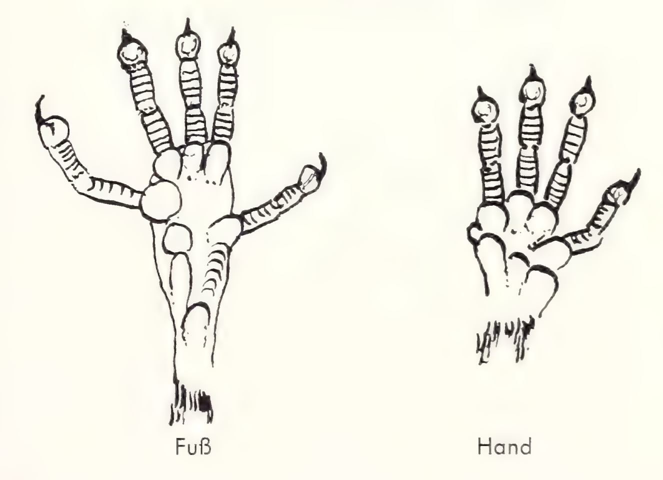


Abb. 3. Bei *Reithrodontomys mexicanus* ist der Fuß zu einer Greifzange umgebildet, indem der kleine Finger und Daumen weit abgespreizt werden und dünne Äste und Lianen umfassen kann. Die Hand, deren kleiner Finger zurückgebildet ist, greift gleich einer Menschenhand. Haftschwielen auf Hand und Fußsohlen erhöhen die Sicherheit beim Klettern.

Die beiden in Chiapas lebenden Unterarten von *R. mexicanus* bewohnen verschiedene, klimatisch

bedingte Pflanzengemeinschaften. *R. m. scansor* lebt in der stellenweise bergigen, von hohen Gebirgen eingerahmten inneren Senke von Chiapas. Der früher hier wachsende Trocken-Wald und Busch ist stellenweise einer baumlosen Kulturlandschaft, andernorts einer Baumsavanne (Viehweiden) gewichen. Nur an den Wasserläufen zieht sich heute noch ein von Menschenhand stark mitgenommener schmaler immergrüner Galleriewald hin (Abb. 1), der in der Nähe der Siedlungen Fruchtgärten Platz gemacht hat. (Wagner 1961). Die neun Bälge, nach denen Hooper 1950 die neue Unterart beschrieb, sammelte ich in einem verwilderten Obstgarten in der Nähe von Cintalapa (545 m) und im schmalen Galleriewaldstreifen am Rio Santa Domingo flußaufwärts von Villa Flores (631 m). Die Fundorte von *R. m. howelli* liegen im angrenzenden Gebirge zwischen 950 und 1800 Metern über dem Meer. Im Norden waren es feuchte Stellen mit Laubvegetation im trockenen Kiefernwald. Ein Paar und im folgenden Jahr ein Männchen fing ich vor dem ausgefaulten Astloch einer Eiche in Bachnähe bei Bochil (950 m). Ein viertes Tier war, in der Gegend von Pueblo Nuevo (1800 m) nördlich von Bochil, in einer Falle, die im hohen Hartgras am Rande eines von Erlen eingefaßten Sumpfloches aufgestellt war. Mein dritter Fundort etwa 120 km südlich ist die Umgebung der beiden Kaffeepflanzungen Prusia und Catarina, welche nur wenige Reitstunden voneinander entfernt zwischen 1000 und 1500 m ü. d. M. im Gebirge gelegen sind. Hier bevölkerten sie die Randzonen der Wasserläufe im immergrünen tropischen Feuchtwald (Abb. 2). Beide Fundorte sind die Endpunkte eines weiten Gebirgsbogens um die innere Senke von Chiapas. Drei weitere Fundorte befinden sich im Mittelsektor des Halbkreises (Hooper, 1952).

Die langen Finger und Zehen von *R. mexicanus* weisen auf ein Baumleben hin im Gegensatz zu den Vertretern des Subgenus *Reithrodontomys*, die kurzzehige Lauffüße haben. Genaue Untersuchungen ergaben die Umbildung der Hinterfüße zu einer Greifzange. Die mexikanische Buschmaus kann den großen und kleinen Zeh soweit abspreitzen, daß sie um einen dünnen Zweig herumfassen. Die drei Mittelfinger werden gerade aufgesetzt. Alle sind fein quer geriefelt, um einem Abgleiten entgegenzuwirken; außerdem haben sie zu dem gleichen Zweck Haftschwielen auf den Fußsohlen (Abb. 3a). Die Hand ist anders gebaut (Abb. 3b). Der kleine Finger ist bis auf einen Knuppel reduziert. Die drei Mittelfinger und der Daumen greifen gleich einer menschlichen Hand. Haftschwielen und die feine Querriefelung verstärken die Sicherheit beim Zugreifen. Diese Greifextremitäten ermöglichen eine sichere Fortbewegung auch im feinsten Zweigwerk und auf bindfadenstarken Lianen. Vermutlich sind diese speziell gestalteten Greiforgane ein Merkmal der gesamten *Aporodon*gruppe. Nach einem anderen Bauprinzip sind die Kletterextremitäten der im gleichen Biotop lebenden, etwa viermal so schweren Großohrklettermaus *(Otonyctomys hatti)* (Abb. 4) und wiederum anders die des Mausopossums *(Marmosa me-*

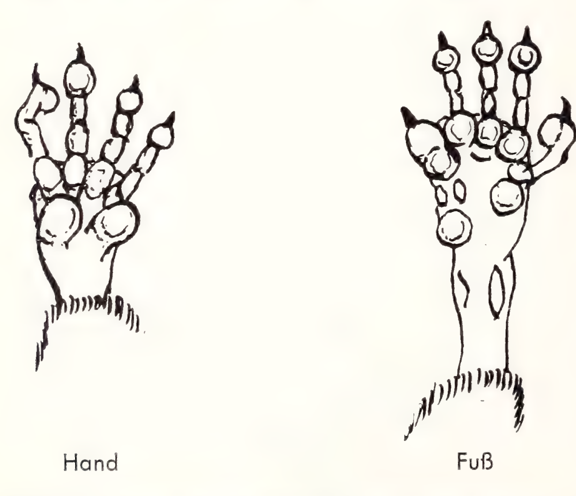


Abb. 4. Die Großohrklettermaus *(Otonyctomys hatti)* kann mit ihren kurzen Fingern und Zehen, deren kleinste stark reduziert sind, keine dünnen Zweige umfassen. Sie saugt sich mit Haftschwielen an Finger- und Zehenkuppen sowie Innenflächen der Hände und Füße an der Rinde fest.

xicanus) (Abb. 5) gebaut. Sie haben keine Greifwerkzeuge, sondern um im Geäst einen festen Halt zu bekommen, sind Finger und Zehenkuppen, ebenso wie die Innenflächen der Hände und Füße der Großohrklettermaus mit Haftballen bedeckt, die beim Mausopossum lappigen Charakter haben. Beide Arten, größere Tiere, sind auf das stärkste Astwerk angewiesen, in dem ein Umklammern der Zweige nicht möglich ist.

Auf bevorzugte Wege im Busch und Strauchwerk weisen immer wieder vermehrte Fangergebnisse an den gleichen Orten hin. Besonders deutlich werden solche Wechsel, die gemeinsam von den verschiedensten baumlebenden Kleinsäugern benutzt werden, an Stellen, wo über einen Wasserlauf oder zwischen Buschgruppen die Zweige von beiden Seiten sich berühren und so eine Brücke bilden. Solche prädestinierten Stellen bringen aber auch manchen Kummer. Des öfteren sind Erbeutete von den die gleichen Wege benutzenden Mausopossums bis auf einige blutige Fellreste verzehrt. Das Vorkommen der mexikanischen Buschmaus in Bach- und Flußnähe ist nach meiner Auffassung nicht auf das Wasser als solches zurückzuführen. Ihre ökologische Valenz bindet sie im tropischen unterholzfreien Feuchtwald an das kulissenartige Ast- und Zweigwerk, welches an den Ufern als Folge des vermehrten Lichteinfalls bis zum Boden herabreicht. Aus technischen Gründen war es nicht möglich, im Bereich der Baumkronen Fallen zu stellen. Ich vermute, daß *mexicanus* bis hinauf in die Wipfel der Urwaldriesen im Zweigwerk, ebenso wie in den auf den dicken Ästen wuchernden Epiphytengärten anzutreffen ist. Die Fauna dieser Region ist so gut wie unbekannt.

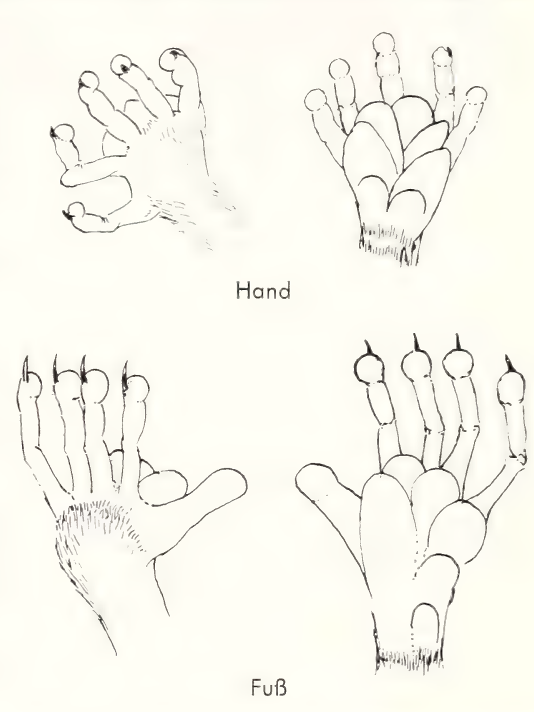


Abb. 5. Das Mausopossum *(Marmosa mexicana)* saugt sich mit den Haftballen auf der Innenfläche der kurzfingerigen Extremitäten an der Baumrinde fest.

Die Nahrung ist dem Baumleben angepaßt. Während die bodenbewohnenden *Reithrodontomys*arten überwiegend Sämereien verzehren, enthielten die Mägen von *R. mexicanus* Beeren und Fruchtfleisch. Auch Teile der Flügeldecken eines kleinen Schildkäfers *(Cassidini)* konnte ich identifizieren.

Der Fang von Paaren ohne Merkmale einer Fortpflanzung in benachbarten Fallen oder in aufeinanderfolgenden Nächten vor dem gleichen Astloch läßt vermuten, daß eine einmal geschlossene Ehe längere Dauer hat, wie es von mehreren *Peromyscus*arten nachgewiesen ist. (Howard 1949). Im Laufe der Jahre spürte ich fünf Nester auf, nachdem mich, die vor ihnen gefangenen Eigner darauf hingewiesen hatten. Drei von *R. m. scansor* waren in ausgefaulten Baumlöchern. Ein Kugelnest aus Rindenbast von *R. m. howelli* fand ich zwischen Stamm und der abgespleißten Rinde eines dicken Baumes, dessen beide Bewohner beim Abreißen der Borke entkamen, und als letztes im November 1962 ein ebensolches mit seitlichem Einschlupfloch in einer nahezu reifen Bananenstaude unmittelbar am Fruchtstand. Ein Männchen verschlief in diesem, aus sehr feinem Rindenbast hergestellten, mit ausgesprochen weichen Fasern gepolsterten

Bauwerk den Tag. Gleich der Nahrung weist dies Material auf eine weitgehende Anpassung an ein arborales Leben hin.

Über die Fortpflanzungszeit kann ich nichts Endgültiges aussagen, da fast alle in der winterlichen Trockenzeit gefangen wurden. Zwischen November und April zeigten fast alle Weibchen Merkmale der Fortpflanzung. Die voll entwickelten Hoden der Männchen hatten eine Länge von 8 bis 12 mm. Alle weiteren Angaben über trächtige Tiere aus Zentralamerika liegen, bis auf einen Fall, aus Costa Rica vom 4. Juli, in der gleichen Zeitspanne. Bemerkenswert ist, daß *R. mexicanus* sich, ob ausschließlich ist ungewiß, in den niederschlagsarmen Wintermonaten fortpflanzt, zu einer Zeit, in der die anderen Nager am gleichen Ort nur ausnahmsweise gebären. Die Vögel der Gegend verhalten sich nicht anders. Einige Arten brüten nur in der niederschlagsarmen Jahreszeit. Nestort, Material und Konstruktion, bei Greifvögeln der Beutefang, sind die Ursachen (Wagner und Stresemann 1950). Tragende und säugende Mütter sondern sich, nach dem Fangergebnis zu urteilen, von ihrem Ehepartner ab. Der Uterus von drei Graviden enthielt zweimal je drei und einmal sechs Embryonen. Hooper (1952) berichtet aus dem Staate Puebla von einem mit sechs nahezu ausgetragenen Föten. Aus Panama sind zwei Fälle mit je zwei und drei bekannt (Hooper 1952). Die Vermehrungsziffer ist im Vergleich, soweit man überhaupt Schlüsse aus dem geringen Vergleichsmaterial ziehen kann, gegenüber den bodenbewohnenden mexikanischen *Reithrodontomys*arten hoch.

Hooper (1952) unterscheidet die beiden beschriebenen Unterarten von *R. mexicanus* in der Färbung und im Schädelbau. *Scansor* ist im Vergleich zu *howelli* fahler, mit weniger schwarzen Grannenhaaren und an den Seiten weniger rötlich in der Braunfärbung. Anatomisch bestehen Abweichungen in den mittleren Maßen von Gaumendach und Gaumenspalte. Eisentraut (1957) untersuchte die Säugetierfauna der verschiedenen Höhenstufen des Kamerungebirges, welche eine Zunahme der rotbraunen Farbtöne in den wärmeren, feuchten niederen Gebieten ergab und ein Grauerwerden mit steigender Höhe. Allgemeine Erfahrungstatsachen besagen, daß die schwarzen, braunen und grauen und besonders die rostroten Farbtöne bei den in wärmeren Gebieten lebenden Rassen intensiver zu sein pflegen, indessen umgekehrt die Töne bei den in kälteren Zonen lebenden Rassen schwächer und grauer werden. Rensch (1929) hat diese Erkenntnis in der Glogerschen Regel zusammengefaßt, der sich *R. mexicanus* nicht einordnet. Mit allem Vorbehalt möchte ich betreffs dieses Ausnahmefalles, auf Grund der gut bekannten klimatischen Verhältnisse der Fundorte, Überlegungen anstellen, ob es sich wirklich um eine Besonderheit handelt.

Das Klima der inneren Senke von Chiapas (Cintalapa 545 m nach Vivo & Gomez 1946) ist von November bis Ende Mai ausgesprochen trocken mit Monaten ohne Niederschläge. Durchschnittlich fallen im Jahr an 72 Tagen 84,4 cm Regen. Die Temperaturen liegen zwischen 6° und 37,5°. Die tägliche Differenz zwischen Tag und Nacht ist, wie in allen offenen trockenen Landstrichen, groß und beträgt im Lebensraum von *scansor* besonders in der Trockenzeit allgemein etwa 20°. Tägliche Klimaaufzeichnungen liegen auch aus dem Bereich der 400 bis 900 m höher gelegenen tropischen Feuchtwälder vor. (Wagner 1949). Der Feuchtigkeitsgehalt der Luft ist hier selten, selbst in den regenärmsten Monaten unter 85 %. An den jährlich durchschnittlich 147 Regentagen fallen 312 cm. Die Temperaturschwankungen zwischen Tag und Nacht betrugen an 11 Tagen unter dem dichten Kronendach des Waldes zwischen 6½ und nur 1°. Nachts waren, bis auf eine Nacht mit nur 10½°, 14° bis 17°. Am Tage 20° bis 23° bis auf zwei mit 17° bei einem ungewöhnlichen Kälteeinbruch.

Wie könnte man nun diesen Ausnahmefall deuten? *Scansor* verschläft den Tag in Baumlöchern, in denen die von uns aufgezeichnete Hitze sie gar nicht erreicht. Nachts, wenn die Buschmäuse unterwegs sind, ist im offenen Gelände sicher die Temperatur niederer als die ausgeglichene im Walde, selbst wenn er bedeutend höher im Gebirge

liegt. Es scheint als Folge der besonderen örtlichen Verhältnisse möglich, daß dieser Ausnahmefall, der scheinbar der „GLOGERschen Regel" widerspricht, sich ihr einordnet, sobald wir die detaillierten klimatischen Lebensbedingungen und -weisen berücksichtigen. Ein Hinweis, wie vorsichtig Rückschlüsse, die auf Balgmaterial, ohne nähere Kenntnisse der Verhaltensweise, Biotop und Klima beruhen, zu bewerten sind! Das unmittelbare Aneinandergrenzen beider Unterarten (Entfernung zwischen den bekannten Fundorten 60 km) gibt zu denken, wie weit die Unterschiede geno- oder nur phaenotypischer Natur sind.

Zusammenfassung

Die Lebensweise der mexikanischen Buschmaus ist arboral. Der langzehige Hinterfuß ist zu einer Greifzange entwickelt, indem großer und kleiner Zeh abgepreizt jederseits den Zweig oder die Liane umfassen. Die Hand mit verkümmertem kleinen Finger greift gleich einer menschlichen Hand. Die Sicherheit des Greifens wird vermehrt, indem die Finger und Zehen innen fein quergeriffelt und die Innenflächen von Fuß und Hand mit Haftschwielen bedeckt sind. Die Extremitäten der mexikanischen Buschmaus werden mit denen der im gleichen Biotop lebenden Großohrklettermaus und dem Mausopossum verglichen, welche nach einem andern Bauprinzip gestaltet sind. Die Paare leben gemeinsam in Baumlöchern oder verborgenen Kugelnestern aus Baumbast. Tragende Mütter isolieren sich. Anzahl der Jungen bis sechs. Bekannte Fortpflanzungsperiode ist die winterliche Trockenzeit. Besprechung der möglichen Bedeutung der örtlichen klimatischen Verhältnisse für die Merkmale zweier benachbarter Unterarten.

Summary

Reithrodontomys mexicanus is an arboreal species. Its subspecies *R. m. scancor* lives in the rather dry valley of the Grijalva at an altitude of 500–650 m, in evergreen forests along rivers, which keep water even in the dry season. The subspecies *R. m. howelli* is found in humid forests up in the mountains (altitude 950–1800 m), which surround the mentioned valley.

The hindfeet of the species can be compared to tong-like organs, which make it possible the animals can climb and run on small branches and lianes. The forefeet look like human hands; the little fingers are, however, reduced.

Couples of *R. mexicanus* live together in hollow trees or in sheltered globular nests made of bark fibres. Some days before parturation the female start to construct her own nest. A litter consists out of 3–6 young; the reproduction period is during the dry months in winter.

Literatur

ALDERICH, J. W., & BOLE, B. P. (1937): The birds and mammals of the western slope of the Azuero Peninsula; Scient. Publ., Claveland Mus. of Nat. Hist., Vol. 7, 1–196.

EISENTRAUT, M. (1957): Beitrag zur Säugetierfauna des Kammerungebirges und Verbreitung der Arten in den verschiedenen Höhenstufen; Zool. Jb. Syst. 85, 619–672.

HALL, E. R., & KELSON, K. R. (1959): The mammals of North America; N. Y.

HOOPER, E. T. (1950): A new subspecies of Harvest Mouse *(Reithrodontomys)* from Chiapas, Mexico; Journ. Wash. Acad. Sci., Vol. 40, 418–418.

HOOPER, E. F. (1952): A systematic review of the Harvest Mice (Genus *Reithrodontomys)* of Latin America; Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich., Nr. 77, 1–252.

HOWARD, W. E. (1949): Dispersal, amount of inbreeding, and longevity in a local population of prairie deermice on the George Reserve, Southern Michigan; Contrib. Lab. Vert. Biol. Univ. Mich., Nr. 43, 1–50.

RENSCH, B. (1929): Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung; Berlin.

VIVÓ, J., & GÓMEZ, A. y (1946): Climatologia de Mexico; Mex. D. F.

WAGNER, H. O. (1949): Changes in the climate of a coffee plantation in Chiapas from 1920–1942; Renewable Natural Resources Section, 4. 589–596.

WAGNER, H. O. (1961): Die Nagetiere einer Gebirgsabdachung in Südmexiko und ihre Beziehungen zur Umwelt; Zool. Jb. Syst. 89, 177–242.

WAGNER, H. O., u. STRESEMANN, E. (1950): Über die Beziehungen zwischen Brutzeit und Ökologie mexikanischer Vögel; Zool. Jb. Syst. 79, 273–308.

Anschriften des Verfassers: Dr. H. O. WAGNER, Bremen, Sophienstraße 54–58, bzw. Mexiko D. F. Ap. 7901

Skull-changes due to captivity in certain Equidae

By Colin P. Groves

Eingang des Ms. 25. 11. 1964

A well-known study by Hollister (1917) describes changes in the skull and skin of lions consequent upon captivity, and concludes that captive specimens – certainly of lions, and by inference of other mammals also – are therefore worthless for taxonomic study.

The present author, in studying the skulls of certain Equidæ (the "species", or more correctly Superspecies, *Equus hemionus* and *Equus africanus*, both known as Wild Asses), has measured sufficient skulls of captive specimens of these forms to make it worthwhile placing on record the differences between wild and captive skulls found here. In an earlier paper (Groves, 1963) it was found that Zoo specimens of the Indian Wild Ass differed statistically from wild-killed ones; it was suggested that the disturbance of the normal processes of tooth-wear was the ultimate cause, and the dental condition in a typical captive specimen was recorded.

For this study, captive specimens' skulls were grouped as follows:

Equus hemionus onager (Persian wild ass): male 3, female 2.
Equus hemionus khur (Indian wild ass): male 3, female 1.
Equus africanus africanus (Nubian wild ass): male 5, female 3.

However, not all these could be used, because no females of *onager,* wildshot, were available to compare with the captive ones; and although there were three good wild skulls of *khur* female, one captive skull is insufficient basis for comparison. In the case of male *onager,* one wild-shot skull only was measured by this author, but measurements of two others are supplied by Goodwin (1939).

The teeth of most of the captive specimens showed more or less advanced degeneration. The molars show abnormal wear, flattening of the occlusal surfaces, and unusually large growth, pushing the upper and lower jaws apart in front, so that the incisors no longer meet. In the worst cases (Fig. 1) periodontoclasia has taken place, and teeth have been lost because of the destruction of their sockets.

In the above-mentioned list, only two specimens fail to show these tooth-changes. These are both Nubian wild ass males: Berlin Museum No. 15716 (from Gizeh Zoo)

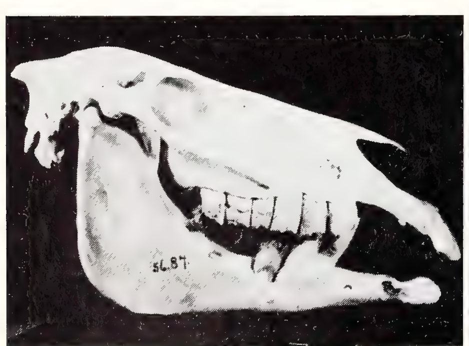




Fig. 1 a und b. A skull affected by captivity. BM 56.87, female *Equus hemionus khur* (Indian Wild Ass), from Regents Park Zoo. From both sides. (Photo: U. Welsch)

Table 1

Mean skull measurements in series of wild and captive Equid skulls

	Total length	Basal length	Diastema breadth	Facial breadth	Anterior face breadth	Palatal breadth
Equus hemionus onager, ♂						
Wild	491	(427)	(42)	—	—	(52)
Captive	473	422	40	—	(113)	51
Equus hemionus khur, ♂						
Wild	505	445	49	106	147	49
Captive	491	438	46	101	139	49
Equus africanus africanus, ♂						
Wild etc.	516	453	47	106	147	55
Captive	488	430	43	95	133	53
Equus africanus africanus, ♀						
Wild	ca. 505	442	42	110	153	49
Captive	479	425	40	105	137	53

Figures in brackets indicate that the figure is based on one specimen only.

Table 2

Percentage size of captive specimens, compared to wild ones

	Total length	Basal length	Diastema breadth	Facial breadth	Anterior face breadth	Palatal breadth
Equus hemionus onager, ♂	96.3	—	—	—	—	—
Equus hemionus khur, ♂	97.2	98.4	92.8	95.3	94.6	100.0
Equus africanus africanus, ♂	94.6	94.9	91.5	89.6	90.5	96.4
Equus africanus africanus, ♀	ca. 94.8	96.2	97.7	95.5	89.5	108.2
Mean values	95.7	96.5	94.0	93.5	91.5	101.5

Catalogue of specimens

	Wild	Captive
E. h. onager ♂	Stockholm Mus. 801 (measured in Munich) 2 in Goodwin (1939)	Vienna, N. H. Mus. 7795. Paris, Mus. d'H. N. 1893.509. Tring Mus. (no number).
E. h. khur ♂	BM 40.358 BM 46.591 BM 46.592	BM 1957.7.18.1 BM 46.1.10.5 Paris, Mus. d'H. N., A. 549.
E. a. africanus ♂	BM 4.6.12.1 Tring Mus. G. 1380 (Rome, Mus. Civ. Zool., 6488) (Berlin, Zool. Mus., 15716)	Vienna, N. H. Mus. 5568 Munich, Zool. Staats. 1963.133 Munich, Zool. Staats. 1963.134
E. a. africanus ♀	BM 35.5.7.1 Powell-Cotton, S. II. 54 Michael Mason's collection	Munich, Zool. Staats. 1952.9 Leiden, Zool. Mus., 750 Berlin, Zool. Mus., ZG. 20.VI.10

and Rome Museum No. 6488 (from Rome Zoo). Unfortunately the histories of these two animals are unknown, so it is not certain whether the perfect state of their teeth is due to a relatively short period of captivity, or to a better environment. The latter possibility is perfectly feasible if, as is likely, they were "put out to grass" in the dry climates of Egypt and Central Italy respectively, giving their cheekteeth the proper degree of abrasion. Moreover, the measurements of these two skulls agree perfectly with those of the two wild-shot male *africanus*, and not at all with those of the other three captive ones; they have accordingly been united with the wild specimens in the table.

With this exception, therefore, the tables may be studied as they stand. It will be seen that in five of the measurements, the captive skulls are smaller than the respective wild ones. In the sixth measurement, Palatal breadth, the wild and captive series are approximately equal. It will also be seen that the breadth measurements are relatively smaller than the length measurements, particularly the Anterior Face breadth (the distance between the front angles of the Crista facialis). Other measurements taken were less consistent.

These data can only be presented as they are; no explanation can be offered beyond the simple observation of the state of the teeth; nor, in the absence of a series of young specimens, can statements be made about the relation of these facts to growth processes. Likewise, since the Zoo specimens cannot be said to constitute a population, being of different origins and having spent varying amounts of time in an unsuitable environment, it would be meaningless to work out standard deviations. It can be pointed out only that the results are consistent for four groups of Equids, with the admittedly small number of 3—4 specimens in each.

Summary

Comparison of the skulls of wild and captive Wild Asses shows that the captive ones are regularly smaller in size, although the Palate breadth is the same in both. Tooth damage is held to be responsible, especially since two skulls from zoos apparantly able to provide the correct food are of normal size.

Acknowledgements

Grateful acknowledgements are due to the following: Dr. G. B. Corbet, Mr. J. E. Hill and Mr. R. W. Hayman of the British Museum (Natural History); Prof. Dr. Jean Dorst and Dr. F. Petter of the Musée d'Histoire Naturelle, Paris; Dr. Th. Haltenorth and Herr E. Trumler of the Zoologische Staatssammlung, Munich; Professor Klaus Zimmermann and Dr. Georg H. W. Stein of Institut für Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum, East Berlin; Dr. Kurt Bauer of the Naturhistorisches Museum, Vienna; the staff of the Museo Civico Zoologico, Rome; Dr. D. A. Hooyer and Dr. A. M. Husson of the Zoological Museum, Leiden; the staff of the Zoological Museum, Tring; Mr. L. Barton, Curator of the Powell-Cotton Museum, Birchington, Kent; and to Mr. Michael Mason, of Eynsham, Oxfordshire. To all these people the author is deeply indebted.

Literature

Goodwin, George C. (1940): Mammals collected by the Legendre 1938 Iran Expedition. Amer. Mus. Novit. 1082:1—17.

Groves, C. P. (1963): Results of a Multivariate Analysis on the Skulls of Asiatic Wild Asses with a note on the Status of *Microhippus hemionus blanfordi* Pocock. Ann. Mag. N.H. (13) 6:329—336.

Hollister, N. (1917): Some Effects of Environment and Habit on captive Lions. Proc. US Nat. Mus. 53:177—193.

Author's address: C. P. Groves, 16, Grafton Road, Enfield, Middlesex (Gr. Britain) — Unit of Primatology and Human Evolution, Royal Free Hospital School of Medicine, London W.C. 1

Beobachtungen über das Verhalten des Lamantin *Trichechus senegalensis* (Link, 1795) in Gefangenschaft

Von J. Kinzer

Aus dem Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan (Rép. Côte d'Ivoire)

Eingang des Ms. 30. 11. 1964

Anläßlich eines mehrwöchigen Studienaufenthaltes an der Elfenbeinküste im Juni 1963 hatte der Verfasser Gelegenheit zu einigen Verhaltensstudien an der westafrikanischen Seekuh *Trichechus senegalensis.* Da wir bis heute kaum etwas über die Biologie des afrikanischen Lamantin wissen, sollen die Beobachtungen im folgenden kurz beschrieben werden.

Verbreitung

Nach Irvine (1947) ist der Lamantin, *Trichechus senegalensis,* in Flüssen und Estuaren Westafrikas zwischen 16° nördlicher und 10° südlicher Breite beheimatet. Landeinwärts dringt er bis zum Tschadsee vor. Ob der Lamantin auch zeitweise im Meer lebt, wird von einigen Autoren bestritten. Nach Dekeyser (1955) sind jedoch einige Exemplare an der Küste von Senegal gefangen worden. Sehr wahrscheinlich ist das Vorhandensein geeigneter Weidegründe mit dafür entscheidend, ob auch das marine Litoral zeitweise aufgesucht wird. Der Salzgehalt des Meerwassers hat offensichtlich bei der Biotopwahl keinen wesentlichen Einfluß.

Die zahlreichen großen Lagunen entlang der Küste zwischen Abidjan und Lagos sind ein bevorzugter Biotop von *Trichechus senegalensis.* In Abhängigkeit zur Regenzeit schwankt der Salzgehalt des Lagunenwassers bei Abidjan zwischen 0,1 ‰ im Oktober und 25,7 ‰ im April (Varlet 1958).

Über die Häufigkeit des Lamantin in den Lagunen der Elfenbeinküste, besonders der Lagune Ebrié bei Abidjan, konnten keine zuverlässigen Angaben beschafft werden. Unter den einheimischen Fischern ist der Lamantin jedoch gut bekannt, zumal diese Tiere häufiger in die Stellnetze der Fischer geraten. Nach Irvine (1947) ist der westafrikanische Lamantin eßbar und wird wegen seines Ölgehaltes gejagt.

Hälterung des beobachteten Lamantin

Das hier beschriebene Lamantin-♀ (Abb. 1) wurde im Sommer 1962 von Fischern in der Lagune Ebrié gefangen. Es mußte zunächst zwei Tage an Land „gelagert" werden, bis das zu jener Zeit im Bau befindliche Freilandbecken im Garten des Instituts fertiggestellt war.

Das zementierte Becken hat eine Länge von 700 cm, ist 380 cm breit und 90 cm tief (Wassertiefe 80 cm). Es wird kontinuierlich mit Leitungswasser beschickt; die Wassertemperatur variiert in Abhängigkeit zur Lufttemperatur zwischen 23° und 29° C. Da das Wasser meist klar ist, wurde über einem Teil des Beckens ein Dach aus Kokospalmblättern errichtet, um das Tier vor zu intensiver Sonnenstrahlung zu schützen.

Ernährung

Gefüttert wurde seit fast 12 Monaten mit *Echinochloa pyramidalis,* einer Graminee, die in der Umgebung der Lagunen auf sumpfigem Bodengrund wächst. Außerdem gab man dem Lamantin gelegentlich Maniok (geschnitzelt) zur Fütterung in das Wasser, es wurde jedoch nach meinen Beobachtungen selten angenommen.



Abb. 1. Das untersuchte Lamantin-Weibchen mit einem Tierpfleger des Instituts (Aufn.: J. KINZER)

Das Gras wurde gebündelt auf die Wasseroberfläche gelegt, so daß die Seekuh wahrscheinlich in Rückenlage die Nahrung ins Maul nahm. Das Gras entspricht zwar nicht ihrer natürlichen Nahrung, wurde jedoch offensichtlich gefressen, da täglich zahlreiche Kotballen an der Wasseroberfläche schwammen. Die bräunlichen Kotballen hatten einen Durchmesser von 2 bis 4 cm, zeigten keinen auffallenden Geruch und waren entsprechend der Nahrung von faseriger Konsistenz (Abb. 2).



Abb. 2. Kotballen von *Trichechus senegalensis* (Aufn.: J. KINZER)

Größe des Lamantin

Über eine Wachstumszunahme im ersten Jahr der Gefangenschaft liegen keine Beobachtungen vor, da die ersten Messungen an dem Lamantin-♀ zur Zeit der Verhaltensstudien erfolgten. Tabelle 1 zeigt die Maße des im Verhalten beschriebenen Weibchens, dazu die Abmessungen von fünf weiteren Artgenossen, die im Herbst 1963 in der Lagune Ebrié gefangen wurden und seitdem im gleichen Freilandbecken des Centres gehältert werden (Abb. 3).[1]

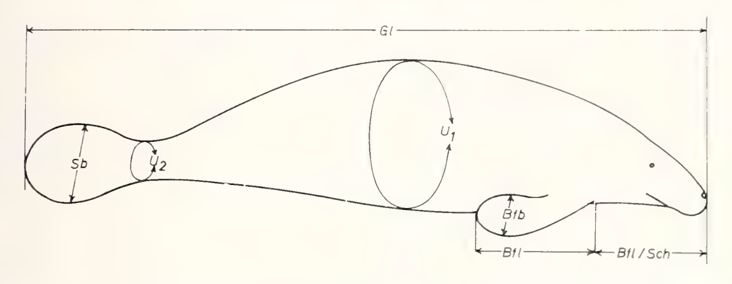
Nach der Größe zu urteilen, handelt es sich bei dem untersuchten Lamantin um ein noch jugendliches Tier. Der bisher wohl größte afrikanische Lamantin wurde im Izichi-

[1] Die Maße der anderen *Trichechus* besorgte freundlicherweise Mr. REPELIN, Centre de Recherches Océanographiques, Abidjan.

Fluß (Nigeria) gefangen; das Tier hatte eine Gesamtlänge von 330 cm und einen Umfang von 228 cm (WOOD 1937, zitiert nach DEKEYSER 1955). Exemplare von über 300 cm Länge gehören zweifellos zu den Ausnahmen.

Tabelle 1

Die Körpermaße der sechs *Trichechus senegalensis* aus der Lagune Ebrié, Elfenbeinküste (sämtliche Maße in cm)



Körperteil	♀1	♀2	♀3	♀4	♀5	♂
Gesamtlänge (Gl)	169,5	180	174	230	280	270
Körperumfang, max. (U_1)	120	125	107	126	154	163
„ vor dem Schwanzfächer (U_2)	52	56	29	33	42	86
Schwanzflossenbreite (Sb)	46,5	44	37	51	61	69
Schnauzenspitze bis Vorderflossenansatz (Bfl/Sch)	31,5	34	23	44	48	43
Vorderflossenlänge (Bfl)	35,5	33	33	41	47	46
Vorderflossenbreite (Bfb)	12,5	12	12	15	18	19

♀1 = die im Freilandbecken beobachtete Seekuh



Abb. 3. Trichechus senegalensis im Freilandbecken des Centre de Recherches Océanographiques in Abidjan. Links das Männchen, daneben zwei Weibchen (Aufn.: R. REPELIN)

Fortbewegung unter Wasser

Trichechus senegalensis schwimmt ausschließlich mit den zu Flossen umgewandelten Vorderextremitäten, nur bei der Flucht tritt auch die Schwanz„flosse" mit in Aktion (s. unten). Die Hände werden unabhängig voneinander entweder alternierend oder simultan vor- und zurückbewegt. Beim Schwimmen in Bodennähe kann eine Hand schieben und die andere rudern, wobei die den Boden berührende Hand entweder mit gestreckten Fingern vom Substrat abstößt, oder die Flosse wird im Handgelenk angewinkelt und dem Boden flach aufgelegt.

Die Amplitude der Handbewegung beim Vorwärtsschwimmen beträgt ca 40°. Es ist sehr wahrscheinlich, daß beim Flossenschlag die Beweglichkeit des Ellenbogengelenks voll zur Geltung gebracht wird.

Die Schwanzflosse bleibt beim Schwimmen in gestreckter Lage und dient hauptsächlich als Stabilisierungsfläche. Schwimmt das Tier im Kreis, so wird der Körper entsprechend zur Seite eingekrümmt und die Schwanzflosse in der Ebene der Körperlängsachse bis maximal 45° zur Seite gedreht.

Fluchtartig rasche Fortbewegung des sehr zahmen Weibchens konnte nur dadurch erreicht werden, daß man ihm tauchend folgte und es überraschend an der Schwanzflosse packte. Durch rasches Auf- und Niederschlagen der Schwanzflosse vermochte sich dann das Tier sehr schnell dieser lästigen „Aufdringlichkeit" zu entziehen.

Rollbewegung beim Schwimmen

Das Lamantin-♀ zeigte beim Schwimmen sehr häufig — zeitweise in Abständen von wenigen Minuten — ein plötzliches Rollen über die Seite bis zur Rückenlage. Unmittelbar darauf erfolgte die Rückdrehung in die Normallage, wieder über die gleiche Seite. Das Tier drehte sich stets über die linke Körperseite, und zwar ausschließlich mittels der Vorderhände.

Ein Drehen um die Körperlängsachse bei Seekühen wird meines Wissens nur noch von Vosseler (1924) beschrieben, der diese Bewegung bei einem *T. inungius*-♂ (Länge 170 cm) im Hamburger Zoo beobachtete und sie als Balzbewegung deutet.

Fortbewegung an Land

Wurde aus dem Seekuh-Becken das Wasser abgelassen, so blieb das Weibchen fast immer bewegungslos liegen. Nur wenige Male konnte eine schwache Fortbewegung auf dem festen Beckengrund beobachtet werden: dabei stemmt sich das Lamantin-♀ gleichzeitig mit Schnauze und Schwanzflosse vom Substrat ab und schiebt sich auf diese Weise jeweils ein bis zwei cm voran. Die Bewegung sieht sehr schwerfällig aus, so daß ein freiwilliges Verlassen des Wassers höchst unwahrscheinlich erscheinen muß. Die von Dekeyser (1955) beobachteten Tiere blieben außerhalb des Wassers stets unbeweglich liegen und ließen sich auch nicht durch Stöße zur Fortbewegung bringen.

Die Hände wurden nur dann zum Stützen benutzt, wenn der Wasserstand bei ca. 15 cm Tiefe dem schweren Körper bereits etwas Auftrieb gab. Entsprechende Beobachtungen beschreibt Mohr (1957) auch von den amerikanischen *Trichechus*-Arten. Nur *T. inunguis* (Natterer) vermag, nach Beobachtungen von Davilliers (1938) an den Aquarien in London und New York, auf das trockene Ufer zu steigen, um die dort ausgelegte Nahrung aufzunehmen. Leider wird die Art der Fortbewegung nicht beschrieben. Dekeyser (1955) vermutet, daß die Vorderextremitäten von *T. inunguis* kräftiger ausgebildet sind als die der afrikanischen Art.

Atmung

Zum Atmen schwimmt das Lamantin-♀ zur Wasseroberfläche auf, wobei jedoch nur die Nasenöffnungen aus dem Wasser hervortreten. Diese werden nur während der Atmung geöffnet. Aus- und Einatmung erfolgen geräuschlos und dauerten durchschnittlich 4–6 Sek. Unmittelbar vor dem Aufwärtsschwimmen zur Wasseroberfläche war häufig ein leichtes Kopfheben des Tieres zu beobachten (Intentionsbewegung zum Auftauchen?).

Die Tauchdauer des ♀ variierte bei ruhigem Umherschwimmen zwischen 60 und 330 Sek., im Durchschnitt betrug die Tauchzeit 2,7 Minuten. Als längste Tauchdauer wurden 6 Min. 45 Sek. gemessen, das ♀ lag zu dieser Zeit ruhend am Boden.

Die maximale Tauchdauer des afrikanischen Lamantin ist unbekannt. Nach Angaben von Coates (1939) über *T. inunguis* atmete diese Art im Schlaf in Abständen von maximal 14 Minuten.

Das durch Ablassen des Beckenwassers unfreiwillig der Luft ausgesetzte Lamantin-♀ atmete in Intervallen von durchschnittlich 18 Sekunden. Wahrscheinlich kann durch die Last des Körpers in der Bauchlage nicht die ganze Lungenkapazität ausgenutzt werden, so daß die Atemfrequenz beschleunigt wird. — Auch außerhalb des Wassers wurden die Nasenöffnungen nur während des Atmens geöffnet.

Verhalten gegenüber dem Menschen

Das *T. senegalensis*-♀ zeigte keine Scheu gegenüber dem Menschen. Es ließ sich willig und ausgiebig (zur Körperpflege) bürsten, wehrte sich dabei jedoch energisch gegen ein Umdrehen in die Rückenlage, im Gegensatz zum Lamantin aus dem Antwerpener Zoo (Mohr 1957).

Als der Autor mit Tauchmaske und Schnorchel freitauchend sich langsam dem Lamantin-♀ näherte,[2] wich es zunächst dem fremden Eindringling aus. Nach kurzer Zeit hatte offensichtlich die Neugier die Scheu überwunden und das Lamantin-♀ kam wiederholt bis auf etwa 50 cm Entfernung herangeschwommen, um den neuen Kumpan zu betrachten. Dabei konnte der Verfasser das Tier am Rücken berühren, ohne daß es dabei auswich. Die Zutraulichkeit der Seekühe gegenüber dem Menschen wird auch wiederholt aus Beobachtungen in Zoologischen Gärten beschrieben (Mohr 1957).

Zusammenfassung

Beobachtungen über die Fortbewegung und die Tauchdauer eines afrikanischen Lamantin werden mitgeteilt. Im Gegensatz zu bisher vorliegenden Berichten konnte beim untersuchten ♀ eine schwache Lokomotion außerhalb des Wassers beobachtet werden: Das Tier stemmt sich gleichzeitig mit Schnauze und Schwanz„flosse" etwas vom Substrat ab und schiebt sich dabei um ein bis zwei cm voran.

Literatur

Cadenat, J. (1957): Observations de Cétacés, Siréniens, Chéloniens et Sauriens. Bull. Inst. franç. Afr. N. **19 A**, 1358–1375.

Coates, C. W. (1939): Baby Mermaid – a Manatee at the Aquarium. Bull. New York Zool. Soc. XLII., No. 5, 140–148.

Davilliers, Ch. (1938): Sur la biologie du Lamantin en captivité. Mammalia **11**, 84–88.

Dekeyser, P. L. (1955): Les *Mammifères* de l'Afrique Noire Française. Inst. Franc. d'Afrique Noire. Initiations Afric. I, Dakar 1955, 1–426.

Irvine, F. R. (1947): The fishes and fisheries of the Gold Coast. London.

[2] Für Unterwasser-Aufnahmen war das Wasser zuvor gewechselt worden; die Sichtweite (für das menschliche Auge) betrug 2—3 m.

Mohr, E. (1957): Sirenen oder Seekühe. Die Neue Brehm-Büch., Wittenberg-Lutherstadt 1957.
Petit, G. (1955): Ordre des Siréniens. In: Grassé, Traité de Zoologie, XVII. Paris.
Varlet, F. (1958): Le régime de l'Atlantique près d'Abidjan (Côte d'Ivoire). Etudes éburn. 7, 97–222.
Vosseler, J. (1924): Pflege und Haltung der Seekühe *(Trichechus)* nebst Beiträgen zu ihrer Biologie. Pallasia, 2, 58–67, 167–180, 213–230, 2 Abb., 2 Taf.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. Kinzer, Universität Hamburg, Institut für Hydrobiologie und Fischereiwissenschaft, Hamburg-Altona 1, Olbersweg 24

Multiple births in the northern fur seal

By Richard S. Peterson and William G. Reeder

Eingang des Ms. 23. 11. 1964

This paper describes three twin births in the northern fur seal *(Callorhinus ursinus,)* and subsequent behavior of mothers and young. To our knowledge, these are the first descriptions of multiple births among the Pinnipedia. They illustrate several adaptations to amphibious existence.

Northern fur seals live at sea, rarely touching land until summer, when they assemble on islands for parturition, copulation, and nurture of young to weaning age. The reproductive cycle includes a single post-partum estrus and delayed implantation, permitting a gestation period of almost exactly one year. Females leave their young within a few days after birth, returning in ten days (mean interval length) to nurse their pups for two days; this cycle is repeated continuously for four months following parturition. Individual recognition ability and highly concentrated milk permit females to feed at sea extended intervals, yet successfully rear their offspring on shore.

Fur seals, as well as other pinnipeds, generally give birth to single young each year. Bertram (1940) has suggested that uniparity in seals is advantageous, since parental care is highly demanding and mother-young mutual behavior is very specific. To the present time, however, statistics concerning the incidence of twinning in pinnipeds, or success of parturition and rearing of twins, have very seldom been reported. Twin fetuses have been mentioned as "rare" (see Harrison et al. 1952, p. 442, and Slipjer 1956, p. 42). In several genera, two young have been seen suckling one female; more accurate information has been lacking.

Methods

Approximately 50 male and 800 female fur seals were observed from a blind during three summers at Kitovi Rookery, St. Paul Island, Alaska, for study of social and reproductive behavior (r. s. p.). In 1961, the initial year, most of the animals were marked with large, individual, semi-permanent symbols bleached in the pelage. One of the 640 marked females gave birth to twins (Case I) as did an unmarked female at the same rookery (Case II). For close observation and recording of female-young vocalization at birth (w. g. r.), three pregnant females were captured and penned during July, 1962. One of these delivered twins (Case III).

A roentgenogram of the uterus of the post-partum female in Case III was made after the animal was tranquilized with propiopromazine (2.0 mg/kg), and strapped to

a table. A cannula was passed through a medical sigmoidoscope in the vagina, and dilute aqueous iodide (manufactured for contrast radiography) deposited beyond the undilated cervix just prior to x-ray exposures. The female was released later, apparently unharmed.

Frequency of multiple fetuses

Northern fur seal twins were mentioned by VENIAMINOF (1839), though the first conclusive record was only recently published (NIGGOL and FISCUS 1960). During five years of pelagic research by the United States Fish and Wildlife Service, 4223 pregnant females were collected in the eastern Pacific Ocean and Bering Sea. Six of these females carried twins (FISCUS et al. 1964, p. 34). From the observed incidence (0.14 per cent), duplex implantation appears rare; successfull delivery of two living young may be even rarer.

Observations

Case I: On 25 June 1962, a marked female ("red x") delivered a single pup on Kitovi Rookery at 6:30 AM. She was known to have failed to raise a pup in 1961. The newborn, designated I-A, behaved normally, beginning mutual vocalization with its mother soon after delivery. The first irregularity in the process was noted ten minutes after the placenta had been delivered, when the female assumed a birth posture and again appeared to be in labor. The first pup was soon neglected, as its mother moved in a roughly circular pattern, dragging her hind quarters. At 7:00 AM, a second pup was born.

Vocalization between the mother and second pup (I-B) began, but at this point the first pup returned, evidently attracted by the sound. Pup I-A, 30 minutes older and slightly larger than its sib, was able to vocalize more vigorously. When the mother moved slightly in responding to I-A, the smaller I-B fell down an incline, dragging its placenta. The mother did not respond further to its feeble calling, nor did she attempt to retrieve it. Thus, the second pup was separated from its mother soon after birth, anchored a short distance away by its placenta, which had become caught in a crevice.

The pups (two males) were tagged 24 hours after birth, and I-B was freed when its placenta was taken for examination. This pup began wandering among females and was rejected by each one it approached, including its mother (Figure 1). Little or no preference for its own mother was evident in the behavior of this pup. It wandered for two weeks, becoming very emaciated. Apparently it had never nursed when it finally disappeared from the rookery on the 16th day after birth.

The mother continued to suckle I-A in the usual manner. She came into estrus on 30 June, copulation ensued, and she departed for sea the following day. She returned on 7 July, searched for and located I-A, and nursed for two days. Similar cycles followed until 31 October 1962, when the pup apparently was weaned. In 1963, this female was not observed.

Case II: Another twin birth was observed on the same rookery, but the female had not been marked and could not be identified with certainty for long after the delivery. The twon pups were born on 10 July 1962, at 3:30 and 3:40 PM; the mother was never observed nursing both. It appeared that one of the pups was rejected shortly after birth.

Case III: On 15 July 1962, a pregnant female was captured on Northeast Point Rookery, and temporarily confined in a slat cage. On the following day about 4:30 PM, the first pup (III-A) was born. Delivery appeared normal. Mutual vocalization began within the first minute and continued for a little over 20 minutes,

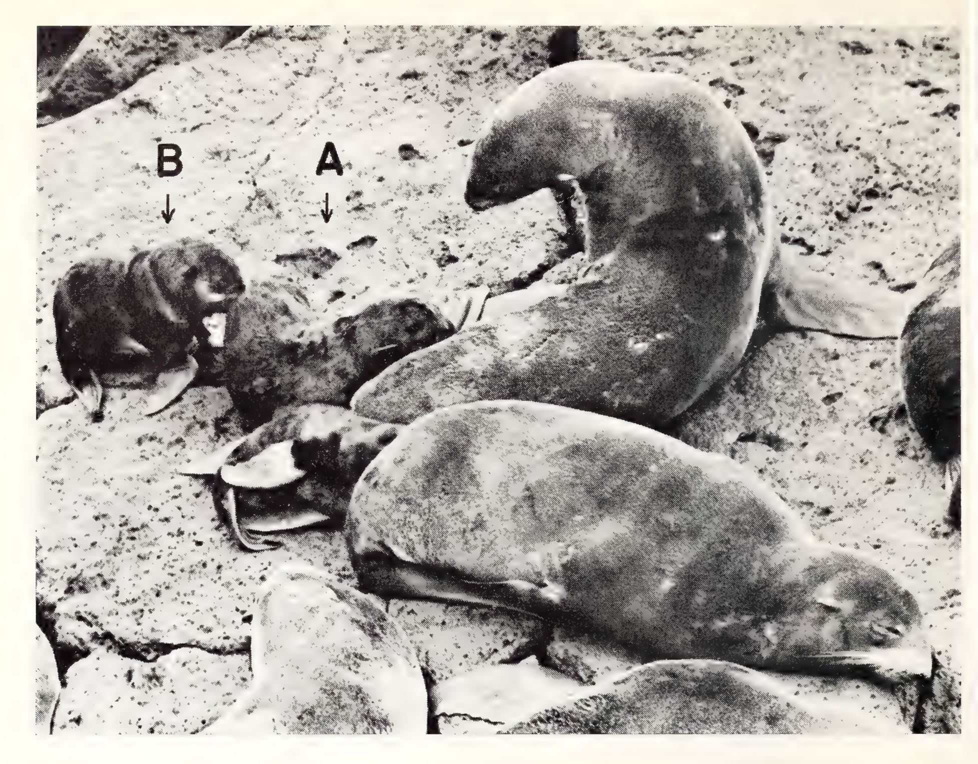


Fig. 1. Female fur seal and twin pups described as Case I. The pup (I—A) nursing in this photograph was reared normally. The other (I—B), left, never developed mutual recognition with its mother and eventually died.

though the rate of calling by the mother declined strongly after the first 12 minutes, when she seemed to be experiencing pain. The placenta had not been delivered.

Approximately 25 minutes after the birth of the first pup, the second (III-B) appeared, followed shortly by a single placental mass. Pup III-B began calling shortly after birth, but elicited minimal response from its mother, which was very quiet and moved little for nearly an hour. Her occasional vocalization evoked responses from both pups. The pups vocalized almost continually, calling and responding to each other, in a pattern and frequency similar to that noted in mother-young mutual calling after a normal single birth. Since the mother failed to vocalize consistently in response to the pups, it seems unlikely that recognition of the female's individual call could have developed in either pup.

At one day of age, the two pups (females) were weighed (A = 5.8 kg; B = 5.3 kg). The mother was allowing both to suckle. III-A was clearly stronger and more active, and its knowledge of the mammary position soon became quite accurate. III-B, however, fed for fewer and shorter periods and never developed accuracy in its location of the nipples, often requiring appreciable periods of hunting prior to suckling.

Confinement of this female undoubtedly affected her behavior in accepting both pups. Eugene T. Lyons (personal communication) found that captive female fur seals could be induced to accept pups other than their own. This was never observed on Kitovi Rookery, where more than 200 mother-young pairs were marked and carefully observed.

The placenta, originally a single mass, broke apart shortly after the birth of III-B,

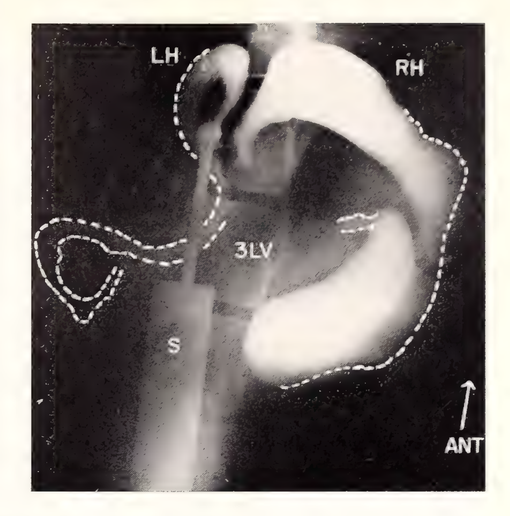


Fig. 2. Roentgenogram of iodide-filled uterus of female fur seal in Case III. Five days postpartum. Dorsal view. LH Left Horn of uterus, RH Right Horn of uterus, 3LV 3rd Lumbar Vertebra, S Sigmoidoscope with cannula protruding at top, ANT Anterior direction.

a section remaining tethered to each pup. This connection suggests unilateral implantation. Five days after parturition, a roentgenogram was made of the uterus (Figure 2), demonstrating enlargement of only the right uterine horn.

After the x-ray was taken, the mother and two pups were released on Kitovi Rookery and kept under observation. The mother came into estrus and accepted copulation; the pups remained near her through this period. Two days after release, the mother departed to sea and was not later observed, perhaps due to her release on a rookery otherwise strange to her. The two pups wandered separately and extensively, and one was observed twice near the former inland location of the cage in which it had been born, above the rookery. Five days after the departure of the mother, both pups (now aged ten days) left the rookery for the final time. One was not seen again; the second was found three days later about $^{3}/_{4}$ mile (1,2 km) inland on a truck road. It died shortly thereafter in captivity.

Discussion

There are physiological and social disadvantages to multiple young in pinnipeds. Among the Phocidae, prodigious growth of the newborn pup requires a very large quantity of milk, such that "one doubts [a female's] ability to provide in this way for two pups simultaneously" (Bertram 1940, p. 27). Young fur seals (Otariidae) grow more slowly, but must store enough nourishment at each nursing to survive and grow through regular fasts while their mothers are feeding at sea. Although marine mammals have the most concentrated milk of any yet tested, (see Kooyman 1963) we are not sure that any seal could supply sufficient milk to raise two pups to weaning.

The process of locating one particular pup among thousands on a fur seal rookery is complex, and sometimes a mother searches for several hours before finding her own. The problem would be compounded if multiple young were involved. Further, if two young should be accepted, as has been suggested in Case III, perhaps mutual calling sequences would not develop adequately with either pup. Young respond to vocalization of the mother at birth, but evidently must learn individual recognition postnatally, especially during the first day. This was emphasized by the lack of recognition between the mother and the second pup in Case I.

Annual alternation of the implantation site between the two uterine horns is usual in fur seals. Thus, an embryo begins development in a resting horn. Perhaps twins could not develop bilaterally in a female which had been pregnant the preceding year, for only one horn would be resting. In Case I, the only individual whose history is known, no pup was born the year preceding the birth of twins; implan-

tation may have been bilateral since there were two placentae. Records for other twins show five unilateral, and three bilateral implantations (Fiscus et al., op. cit.).

The evidence that one pup is rejected by its mother if twins are born, and the extreme rarity of twin fetuses, support the idea that natural selection has favored uniparity in fur seals.

Acknowledgements

The help of the following is gratefully acknowledged: Dionisy Bourdukofsky, James Nybakken, David Dixon and Eugene Lyons; Abbott Laboratories, Wisconsin Alumni Research Foundation, Johns Hopkins University (in part through USPHS grants GS–146 and E–2415), and the Marine Mammal Resources Program, [United States] Bureau of Commercial Fisheries. One of us (R. S. P.) worked under the direction of William Sladen and Ford Wilke; their help is appreciated.

Summary

Three examples of twin births in the northern fur seal are described. In no case were two young raised to weaning age. The very low incidence of duplex implantation appears to be one of a remarkable series of adaptations permitting successful rearing of young.

Zusammenfassung

Es werden drei Berichte über Zwillingsgeburten bei der nördlichen Pelzrobbe gegeben. In keinem Fall wurden zwei Junge bis zur Entwöhnung aufgezogen. Das sehr seltene Vorkommen von doppelter Implantation scheint eine der bemerkenswerten Anpassungen für erfolgreiche Aufzucht eines Jungen zu sein.

References

Bertram, G. C. L. (1940): The biology of the Weddell and crabeater seals, with a study of the comparative behavior of the Pinnipedia. Brit. Mus. (Nat. Hist.) Sci. Repts. Brit. Graham Land Exped. 1934–1937 **1**:1–139.

Fiscus, C. H., Baines, G., and Wilke, F. (1964): Pelagic fur seal investigations. Spec. Sci. Rept. Fisheries **475**, U. S. Dept. Interior, Washington, D. C.

Harrison, R. J., Matthews, L. H., and Roberts, J. M. (1952): Reproduction in some Pinnipedia. Trans. Zool. Soc. London **27**:437–540.

Kooyman, G. L. (1963): Milk analysis of the kangaroo rat, Dipodomys merriami. Science **142**: 1467–1468.

Niggol, K., and Fiscus, C. H. (1960): Northern fur seal twins. Mammalia **24**: 457.

Slijper, E. J. (1956): Some remarks on gestation and birth in Cetacea and other aquatic mammals. Hvalråd. Skr. **41**: 1–62.

Veniaminof, I. (I. E. Popov) (1839): The sea bear, *Phoca ursina,* Translated as "Veniaminof's account of the sea bear" in Jordan, D. S. (1898): The fur seals and fur-seal islands of the North Pacific Ocean, Pt. 3: 219–222. Government Printing Office, Washington, D. C.

Authors' addresses: Richard S. Peterson, Department of Pathobiology, The Johns Hopkins University, 615 N. Wolfe Street, Baltimore Maryland 21205, and Dr. William G. Reeder, Department of Zoology, Birge Hall, University of Wisconsin, Madison Wisconsin 53706.

Mitteilung über ein weiteres Exemplar des Kaplöwen - *Panthera leo melanochaita* (Smith, 1842)

Von Helmut Hemmer

Eingang des Ms. 7. 11. 1964

Vom Kaplöwen *(Panthera leo melanochaita)* waren bislang nur 7 Individuen bekannt (5 ♂♂, 2 ♀♀) die in den Museen von Leiden (1), London (1), Paris (1), Stuttgart (2) und Wiesbaden (2) aufgestellt sind (Mazak, 1964), sowie nur ein sicher zu dieser Unterart gehöriger Schädel, der subfossil bei Murraysburg (Karroo) gefunden wurde (Lundholm, 1952). Die Entdeckung eines weiteren Exemplares samt zugehörigem Schädel im Naturhistorischen Museum Wien gibt Anlaß zu einer weiteren Mitteilung über diese Löwenform. Herrn Kustos Dr. Bauer, der den Verfasser auf dieses Stück aufmerksam machte, sei an dieser Stelle bestens gedankt.

Die ursprüngliche Herkunft dieses Löwen liegt völlig im Dunkeln. Als Herkunft angegeben ist lediglich: Schönbrunn, 18. 9. 1892 [1]. Verzeichnet ist das Exemplar in der Säugetiersammlung unter der Nummer 711, der Schädel unter Schädelkatalog Nr. 1422.

Das angegebene Datum ist auffällig, stammen doch alle bisher bekannten Kaplöwen aus der Zeit von vor 1864, und soll der letzte im Kapland 1858, in Natal 1865 erlegt worden sein (Harper, zit. nach Mazak, 1964). Nach dem Schädel und dem Zustand der Zähne zu urteilen, handelt es sich bei dem Wiener Exemplar um ein voll adultes, aber noch nicht seniles Individuum, es bliebe daher bei der Annahme, daß der Löwe als Jungtier in den Zoo Schönbrunn kam[1], dennoch eine gewisse Zeitspanne bis in die Jahre 1850 bis 1860, die vorerst unerklärlich ist. Andererseits macht der Schädel im Vergleich mit den Befunden von Hollister (1917 und 1918) und Howell (1925) an Zoolöwen nicht den Eindruck, als ob der Löwe sein ganzes Leben im Zoo verbracht oder auch nur sehr lange Zeit dort gelebt hätte. Eine Objektivierung dieser Aussage ist jedoch nicht möglich.

Nichts destoweniger handelt es sich mit ziemlicher Sicherheit um einen echten Kaplöwen und nicht um einen Vertreter einer anderen Subspezies. Die Hals- und Schultermähne ist zwar sehr schwach und kann nur mit dem Pariser (ebenfalls aus einem Zoo stammenden) Exemplar verglichen werden, ist aber in der im Bogen über der Schulter endigenden, an einen Umhang erinnernden typischen Form des Kaplöwen angelegt, wie sie die dem Verfasser persönlich bekannten Exemplare der Museen Leiden, Stuttgart und Wiesbaden besitzen, sowie nach den Abbildungen bei Mazak & Husson

[1] Nach Fertigstellung des Manuskriptes erhielt der Verfasser über Dipl.-Biol. Mazak (Prag) eine Mitteilung von Dr. Fiedler (Zoo Schönbrunn) betr. der Herkunft des fraglichen Löwen: Am 10. 5. 1887 wurde vom Zoo Schönbrunn ein *„Leo senegalensis"* von einem Herrn Bode erworben und am 18. 10. 1892 erschossen (gegenüber den Museumsakten wohl Irrtum in der Monatsangabe). Zeitlich kommt sonst kein anderer Löwe in Frage. Der Bezeichnung *„Leo senegalensis"* möchte Dr. Fiedler nicht zu viel Bedeutung beimessen, da unter diesem Namen in Schönbrunn auch ein vom Sultan von Sansibar geschenkter Löwe geführt wurde. Es geht daraus also nur hervor, daß dieser Löwe nicht in Schönbrunn selbst gezüchtet worden ist, sondern als Jungtier gekauft wurde. Es wäre dann eher anzunehmen, daß er aus einer Menagerie stammt, die ihre Zucht auf Kaplöwen aufgebaut hatte und diese noch einige Jahrzehnte nach ihrem Aussterben in freier Wildbahn züchtete. In diesem Zusammenhang ist bemerkenswert, daß noch 1903 auf einer Antwerpener Versteigerung ein „Kap-Löwe" für den Leipziger Zoo erworben wurde (Schneider, K. M.: Einiges zur Leipziger Löwenzucht. In: 50 Jahre Leipziger Zoo, Leipzig, 1928).

(1960) oder MAZAK (1964) zu urteilen, auch die beiden restlichen Individuen aus London und Paris.

Die Form des Mähnenstreifens hinter dem Oberarm entspricht gleichfalls den Gegebenheiten bei den anderen bekannten Stücken, desgleichen ganz besonders die stärkere Verlängerung der Bauchmähne in der Regio mesogastrica, die von MAZAK & HUSSON (1960) als kennzeichnendes Hauptmerkmal des Kaplöwen betrachtet wird. Die Ohren sind ziemlich groß, was wiederum mit der Beschreibung des Kaplöwen übereinstimmt (vgl. MAZAK & HUSSON, 1960).

Die Halsmähne ist hell, gelbgrau, nur auf der Schulter und besonders am Unterhals stärker mit dunklen Haaren untermischt. Die Hinterarmmähne und die Bauchmähne dagegen sind dunkelbraun bis schwarz gefärbt.

Die Länge der Bauchmähne in der Regio mesogastrica (Maß F bei MAZAK & HUSSON, p. 108) beträgt etwa 170–180 mm, die der Hinterarmmähne etwa 100 bis 130 mm, der Ellbogenbüschel (Maß D bei M & H) etwa 100 mm. Kopf-Rumpf-Länge (über die Kurven gemessen) 180 cm, Schwanzlänge 99 cm, Schulterhöhe 92 cm.

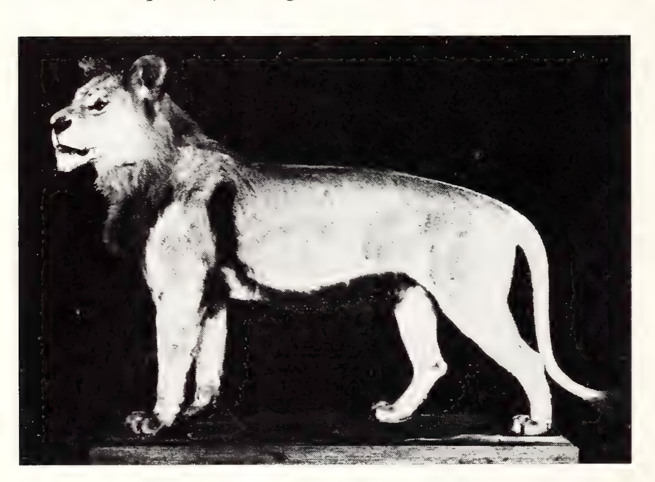


Abb. 1. Kaplöwe im Naturhistorischen Museum Wien, Nr. 711

Das Exemplar ist proportionsgemäß sehr gut aufgestellt, was aus dem Vergleich der Kopfgröße hervorgeht, bei deren Messung die Schädellänge vom Autor auf etwas über 350 mm geschätzt wurde, was sich später bei der Auffindung des Schädels mit 355 mm Länge sehr genau bestätigte.

An dem einzigen bisher bekannten sicheren Kaplöwenschädel stellt LUNDHOLM (1952) als Unterschiede zu anderen süd- und ostafrikanischen Löwen besonders kurze Occipitalregion, breite Schnauze und sehr starkes Gebiß heraus. Als auffallendstes Merkmal betrachtet er die Kürze des Occiputs, die in dem Index

$$\frac{\text{Condylobasallänge} \times 100}{\text{Größte Länge}}$$

zum Ausdruck kommt:

94,8 für den Murraysburg-Schädel, dagegen nur 87,4–90,8 mit M = 89,2 für Schädel aus Transvaal und Ngamiland. Der entsprechende Index des Wiener Schädels beträgt 93,1, fällt also klar in die Nähe des anderen Kaplöwenschädels und unterstützt somit die Brauchbarkeit dieses Merkmals zur Unterscheidung Kaplöwe – andere süd- und ostafrikanische Löwen. Die Schnauzenbreite über den Caninen, die bei dem von LUNDHOLM beschriebenen Schädel ebenfalls mit dem Index

$$\frac{\text{Schnauzenbreite} \times 100}{\text{Größte Länge}} = 30{,}0$$

größer als bei seinen Vergleichsschädeln ist (26,9–28,9, M = 28,2), erweist sich hingegen mit einem Indexwert von 27,9 für den hier untersuchten Schädel als weniger brauchbar.



Abb. 2. Schädel in Norma lateralis (Nat. Hist. Mus. Wien, Säugetierabt., Schädelkatalog Nr. 1422)

Die Feststellung LUNDHOLMS, daß die Zahnmaße des Murraysburg-Schädels in allen Werten aus der Variationsbreite anderer südafrikanischer Löwen fielen, wird bei Vergleich mit umfangreicherem Material hinfällig. Eine Abtrennung des Kaplöwen kann damit nicht vorgenommen werden. Dennoch ist die größere Massigkeit der Zähne des Kaplöwen gut faßbar, und zwar an Hand des M_1. Der hier zur Unterartunterscheidung von Löwen erstmals herangezogene Index $\frac{\text{Breite des } M_1 \times 100}{\text{Länge des } M_1}$ besitzt für den Murraysburg-Schädel den Wert 55,4, für den Wiener 56,9 (rechts) bzw. 57,2 (links), beide also über 55, während andere südafrikanische sowie ostafrikanische Löwen unter 55 bleiben: Als Vergleich:

38	Massailöwen-M_1 der Zool. Staatssammlung München:	47,0—54,5; M = 50,8
5	Löwen aus dem Kruger-Park, Nordtransvaal und Mashonaland (nach den Tabellen bei LUNDHOLM): .	49,0—51,9; M = 50,9
1	Löwe aus dem Kruger-Park (Mus. Amsterdam): . .	53,3/53,5
1	Löwe aus dem Okavango-Gebiet (Mus. Leiden): . .	51,0/52,1
2	Löwen aus dem Sambesigebiet (Leiden u. Wien): . .	52,3/52,5, 50,0/49,0
1	Löwe aus der Kalahari (Mus. Wiesbaden):	50,4/50,3

MAZAK & HUSSON (1960) versuchen noch den Index $\frac{\text{Unterkieferlänge} \times 100}{\text{Größte Länge}}$ zur Abtrennung des Kaplöwen heranzuziehen. Der Wert des Wiener Schädels (67,3) liegt jedoch in der Variationsbreite ostafrikanischer Löwen (nach der Tabelle bei MAZAK & HUSSON); dieser Index scheint daher nicht geeignet.

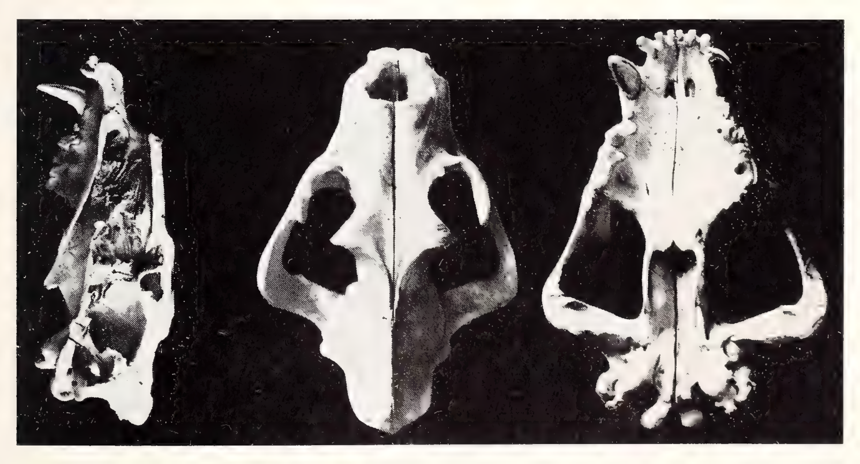


Abb. 3. Schädel in Norma basilaris und verticalis sowie Innenansicht (aufgesägt)

Maße der Kaplöwenschädel von Murraysburg (nach Lundholm, 1952), des Nat. Hist. Mus. Wien, der montierten Exemplare des Mus. Stuttgart und des Rijksmus. van Naturlijke Hist. Leiden

	Panthera leo melanochaita Murraysburg (nach Lundholm 1952)		*Panthera leo melanochaita* Nat. Hist. Mus. Wien Schädelkat. Nr. 1422		Museum Stuttgart ♂		Museum Stuttgart ♀		*P. leo krugeri / melanochaita?* Rijksmus. van Naturlijke Hist. Leiden Kat. Jentink k		*P. leo krugeri / melanochaita?* Rijksmus. van Naturlijke Hist. Leiden Kat. Jentink i	
Größte Länge	307		355		—		—		308		333	
Condylobasallänge	291		330,5		—		—		274		287	
Basallänge	—		—		—		—		256		266	
Jochbogenbreite	202		241		—		—		205		211	
Mastoidbreite	120		132		—		—		—		—	
Postorbitalbreite	—		61,5		—		—		63		63	
Interorbitalbreite	61		57		—		—		60		63	
Schnauzenbreite über die Caninen	92		99		—		—		83		90,5	
	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge	Breite	Länge alveolär	Breite alveolär	Länge alveolär	Breite alveolär
C maxillaris	27,5	20,5	25,5	18,1	29,0	—	20,5	—				
			25,4	17,8	ca. 28,0	—	19,5	—	24,1	17,5	28,2	20,5
P^3	26,5	13,0	26,0	13,5	24,6	—	(23,0)	(11,0)	23,6	12,0	25,6	12,5
			27,0	13,8	25,0	—	22,5	—	23,1	11,4	26,0	12,9
P^4	39,0	18,0	38,0	20,7	32,0	—	(28,5?)	—	34,4	15,8	39,0	18,5
			38,4	20,5	33,5	—	ca. 27,0	—	34,5	16,0	39,0	18,7
Unterkieferlänge	215		239		—		—		213		222	
					über	mind.			alveolär		alveolär	
C mandibularis	30,0	22,5	—	16,2	21	16,8	21,5	(13,8)	23,8	15,7	25,1	17,3
			—	—	—	17,0	21,9	15,0				
P_3	19,0	10,5	20,0	10,8	(18,9)	—	16,3	—	18,5	9,2	18,8	10,5
			—	—	(16,2)	—	17,3	—	18,0	9,2	19,5	10,6
P_4	27,5	14,5	28,0	14,3	(26,5?)	—	23,5	—	25,0	12,0	29,2	14,3
			28,4	14,5	(24,3?)	—	—	—	25,2	12,2	29,8	14,4
M_1	28,0	15,5	27,8	15,9	—	—	—	—	25,5	13,4	29,0	15,8
			27,6	15,7					26,0	13,2	29,5	15,6

Zusammenfassend kann gesagt werden, daß nach jetziger Kenntnis zur Diagnose des Kaplöwenschädels mit Vorteil lediglich die Indices für die Länge der Occipitalregion und die Breite des M1 verwendet werden können, die beide deutlich größer als bei den Löwen des übrigen Südafrikas und Ostafrikas sind.

Die beiden Schädel des Rijksmuseum van Naturlijke Historie Leiden (Cat. JENTINK i und k), die bereits ausführlich von MAZAK & HUSSON besprochen wurden, neigen auch im M1-Index (i : 54,5/52,9; k : 52,6/50,8) mehr zu *P. leo krugeri* als zu *P. leo melanochaita,* wie MAZAK & HUSSON an Hand der anderen Merkmale feststellten, und stammen wohl aus dem Mischgebiet beider Unterarten.

In der Maßtabelle sind außer den beiden besprochenen Kaplöwenschädeln von Murraysburg und des Mus. Wien sowie den Leidener Schädeln auch die Zahnmaße der Stuttgarter Individuen aufgenommen, die durch das geöffnete Maul genommen werden konnten und für deren Übersendung ich an dieser Stelle Herrn Dr. KLEINSCHMIDT bestens danke. Es ist bei diesen Zähnen nicht ganz sicher, ob es sich um die Originalschädel handelt, oder ob bei der Aufstellung der beiden Exemplare nicht eventuell andere Löwenschädel gleicher Größe einmontiert wurden.

Literatur

HOLLISTER, N. (1917): Some effects of environment and habit on captive lions. Proc. US Nat. Mus., **53**, Washington.

HOLLISTER, N. (1918): East African Mammals in the United States National Museum. Part I.: Insectivora, Chiroptera, and Carnivora. Smithsonian Inst., US Nat. Mus. Bull., **99**, 1, Washington.

HOWELL, A. B. (1925): Pathologic Skulls of Captive Lions. J. Mammalogy, **6**, 3.

LUNDHOLM, B. (1952): A Skull of a Cape Lioness *(Felis leo melanochaitus* H. Smith). Ann. Transvaal Mus. **22**, 1, pp. 21—24, Cambridge.

MAZAK, V. & HUSSON, A. M. (1960): Einige Bemerkungen über den Kaplöwen, *Panthera leo melanochaitus* (CH. H. SMITH, 1842). Zool. Mededelingen, **37**, 7, pp. 101—111, Leiden.

MAZAK, V. (1964): Preliminary List of the Specimens of *Panthera leo melanochaitus* Ch. H. Smith, 1842, Preserved in the Museums of the Whole World in 1963. Z. f. Säugetierk., **29**, 1, pp. 52—58.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. HELMUT HEMMER, 65 Mainz, Universität, 1. Zoologisches Institut

Bemerkungen zur Validität der Zwergmausunterart *Micromys minutus méhelyi* Bolkay, 1925 (Mammalia, Muridae)

Von DJ. MIRIĆ

Eingang des Ms. 7. 1. 1965

In seiner bekannten Arbeit über *Talpa hercegovinensis* hat BOLKAY (1925) auch Erstbeschreibungen von neun weiteren Unterarten von Säugetieren aus Bosnien und Herzegovina veröffentlicht. Dabei wurde auch eine neue Unterart der Zwergmaus, *Micromys minutus méhelyi,* erstbeschrieben (S. 12—13; Fig. 4a — Schädel, 4b — Unterkiefer, 4c und d — obere und untere Molarenreihe). Das zur Erstbeschreibung verfügbare Material war zahlenmäßig gering: Es standen BOLKAY nur zwei Exemplare zur Verfügung, ein Alkoholpräparat und ein Schädel, und die Beschriftung beider war äußerst

unvollständig, wenn nicht sogar fragwürdig. Für das Alkoholpräparat, das Bolkay zum Holotypus („type spec.") bestimmte, sind in seiner Schrift folgende Angaben ersichtlich: Sex ad. „Bosnia. Exact locality and collector unknown"; und für den Schädel, den Paratypus, nur: „1 spec. from Bulgaria. O. Reiser, 1893 (C)". Aus diesen unvollständigen Angaben schloß Bolkay, daß diese neue Unterart die nördlichen Teile der Balkanhalbinsel besiedelt.

In seiner Diagnose beschrieb Bolkay nur Schädel und Zähne; den externen Merkmalen der neuen Unterart schenkte er keine besondere Aufmerksamkeit. Vom Holotypus gibt er nur die Körpermaße: Kopf mit Rumpf 50? („shrivelled-up in alcohol"); Schwanz 50; Hinterfuß 15 (alle Maße in mm). Die Diagnose wurde auf Grund der Schädel beider Exemplare aufgestellt. Als Schädelmaße gibt Bolkay (Holotypus aus Bosnien und Paratypus aus Bulgarien) folgende: Condylobasallänge 16,5; 17 (16,5; 17,7); Jochbogenbreite 9,6; 10,1 (10,0; 10,4); Interorbitalbreite 3,3; 3,9 (3,2; 3,2); Hirnkapselbreite 9,3; 9,3 (9,4; 9,3); Höhe der Hirnkapsel in der Mitte 5,8; 5,9 (6,2; 6,1); Nasenbein 6,4; 6,4 (6,4; 6,4); Diastema 4,4; 4,5 (4,5; 4,6); Unterkiefer 9,2; 9,6 (9,6; 9,6); obere Molarenreihe 3; 3,2 (3,1; 3,1); untere Molarenreihe 2,6; 2,8 (2,7; 2,7). In den Klammern sind Maße der beiden Schädel, die vom Verfasser selbst genommen wurden. Der Vergleich beider Wertreihen zeigt, daß es sich um die gleichen Schädel handelt. Die kleinen Unterschiede, die zu bemerken sind, ergaben sich durch verschiedenes Anlegen der Meßinstrumente.) – Die Zähne beider Exemplare sind, nach Bolkay, schwach abgewetzt („Slightly worn") – also, auch die des Holotypus der, in derselben Erstbeschreibung etwas weiter oben, von Bolkay selbst an einer Stelle als „ad" und an einer anderen als „adult male" bezeichnet wurde.

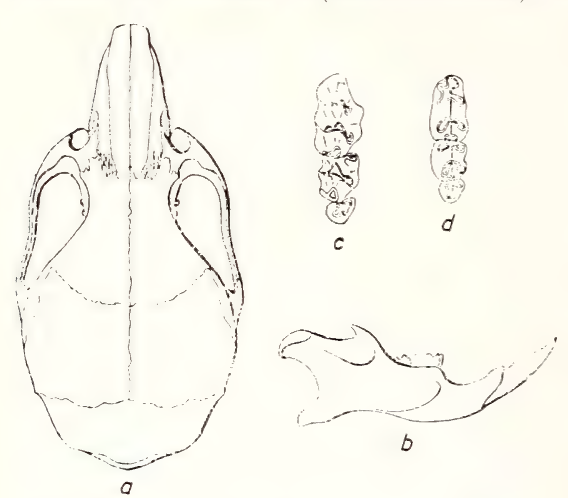


Abb. 1. Micromys minutus méhelyi Bolkay, 1925 — a. Schädel-Oberansicht, b. Unterkiefer, c. rechte obere Molarenreihe, d. linke untere Molarenreihe (Nach Bolkay, 1925)

Fünf Jahre später beschrieb V. Martino (1930 a) eine neue Zwergmausunterart aus Serbien, einem Gebiet das zwischen Bosnien und Bulgarien liegt. Martino mußten einige Unstimmigkeiten in der Beschreibung Bolkays aufgefallen sein, denn in seiner Diagnose für *M. m. brauneri* sagt er in Beziehung auf die Bolkaysche Beschreibung: „In general, the skull resembles to that of *M. m. soricinus* without the peculiarities of *M. m. méhelyi* Bolkay".

In einer anderen Schrift tut Martino (1930 b) seine Zweifel an der Richtigkeit der Beschriftung der Bolkayschen Exemplare kund. Er bezweifelt die Richtigkeit des Etikettes des Bosnischen Exemplares, des Holotypes, und äußert die Meinung, daß beide Exemplare aus Bulgarien stammen „denn sonst wäre es unverständlich, wie in Kraljevo (Locus typicus von *M. m. brauneri* Martino, 1930. — Bem. d. Verf.) zwischen Bosnien und Bulgarien *Micromys minutus* leben können, die keine einzige Eigenschaft von *M. m. méhelyi* hätten". Martino hat nie die Validität der Unterart *Micromys m. méhelyi* Bolkay, 1925, bezweifelt; wahrscheinlich hat er nie die Typus-Exemplare selbst untersucht.

Micromys minutus méhelyi Bolkay, 1925, ist so in die Liste der Paläarktischen Säugetiere von Ellerman and Morrison-Scott (1951, S. 563) als gesonderte Unterart eingegangen.

Die Schädel beider Exemplare von *Micromys minutus méhelyi* Bolkay, 1925, befinden sich heute in der Sammlung des Zemaljski muzej (Landesmuseums) zu Sarajevo, wo seinerzeit Bolkay tätig war, u. zw. der des Holotypus unter der Inv. No: 243 und der des Paratypus unter der Inv. No. 244. Das Alkoholpräparat vom Holotypus ist nicht vorhanden. Bei einer Untersuchung der beiden Schädel fiel mir schon beim ersten Blick auf, daß diese zwar die Größe eines Zwergmausschädels besitzen, aber einen für diese Art ungewöhnlichen Habitus aufweisen. Alle Nähte zwischen den Knochen sind gut sichtbar, die Nasenbeine sind nicht verwachsen, und die oberen Schneidezähne weisen an der Hinterseite eine, für die Hausmaus kennzeichnende, Kerbung auf. Eine aufmerksame Analyse ergab, daß beide Schädel von Jungtieren der Art *Mus musculus* L. stammen.

Einige Beweise:

1. Bei den untersuchten Schädeln ist die relative Länge des Rostrums größer als dieselbe bei *Micromys minutus,* und entspricht derselben bei jungen *Mus musculus, denn:*
   a. Die Lücke in der oberen Zahnreihe (s. oben die Maße der Diastema) ist größer als die Schädelhöhe vor M^1 (4,2; 4,4), wie bei *Mus musculus* — bei *Micromys minutus* ist sie dagegen kleiner (Miller, 1912; Gaffrey, 1953).
   b. Die Entfernung vom Oberrand des Foramen infraorbitale bis zur Nasenbeinspitze ist größer als ein Drittel der Entfernung von diesem Oberrand bis zum hinteren Teil des Occiput, wie auch bei *Mus musculus* – bei *M. minutus* ist sie kleiner (Miller, 1912; Martino, 1930 b).

   Bolkay hat selbst in seiner Diagnose bekannt, daß bei seinen Exemplaren das „diastema greater" als bei *M. m. soricinus* ist.



Abb. 2. Typus-Exemplare von *Micromys minutus méhelyi* Bolkay, 1925. a. (links) Schädel des Paratypus, Oberansicht, b. (Mitte) obere Schneidezähne des Holotypus, Profilansicht, c. (rechts) dasselbe beim Paratypus




2. Die oberen Schneidezähne beider Schädel besitzen an der Hinterseite, gleich hinter der Schneide, einen gut merklichen Einschnitt – der bei *M. minutus* fehlt (Miller, 1912; Kusnezov, 1944; Gaffrey, 1953; Gromov, 1963) und für die Hausmaus artkennzeichnend und schon von ihrem 16. Lebenstag an vorhanden ist (Mohr, 1954).
3. Die Krone von M^1 beider Schädel ist länger als die Kronen von M^2 und M^3 zusammen, wie auch bei *M. musculus* – bei *M. minutus* ist dies nicht der Fall (Miller, 1912; Gaffrey 1953; Gromov, 1963).

   Auf der Abbildung Bolkays (Fig. 4 c) sind an der Innenseite des M^1 und M^2 ebenfalls nur zwei Höcker angedeutet.

Abb. 3. Micromys minutus méhelyi Bolkay, 1925: obere Molarenreihe und Foramina incisivi des Holotypus (oben) und des Paratypus (unten)

4. Auf den Kauflächen von M^1 und M^2 bestehen innenseits nur zwei Höcker, wie bei *Mus musculus* – bei *M. minutus* sind es drei (Miller, 1912; Gaffrey, 1953).
5. Die Foramina incisivum reichen an beiden Schädeln mit ihren Hinterenden zwischen die oberen Backenzahnreihen bis gut zur Hälfte des M^1, wie es bei *M. musculus* üblich ist – bei *M. minutus* reichen sie nur bis zwischen die Vorderränder von M^1 (Miller, 1912; Gaffrey, 1953; Mohr, 1954; Gromov, 1963.

   Das fiel auch Bolkay auf: „Incisive foramina very large, their posterior border extending to midde of m^1."
6. Die Scheitelbeine beider Schädel sind vorne am äußeren Winkel zu einer Spitze nach vorne ausgezogen wie bei *M. musculus* – bei *M. minutus* ist dies nicht der Fall (Gromov, 1963); die Naht zwischen Scheitel- und Stirnbein ist an den beiden untersuchten Schädeln „ein nach hinten konvexer Kreisausschnitt", wie bei *M. musculus* — bei *M. minutus* ist diese Naht „annähernd geradlinig" (Mohr, 1954).

   Diese beiden Merkmale sind auf Fig. 4 a bei Bolkay ebenfalls ziemlich gut dargestellt.

   Beide Schädel stammen von Jungtieren, denn:

   a. die Form der Schädelkapsel ist abgerundet, nicht kantig;
   b. die Knochenplatten sind dünn und brüchig;
   c. alle Nähte sind gut sichtbar (keine Spur von Verwachsung der Nasenbeine — die so charakteristisch ist für adulte *M. minutus*!);
   d. die Molaren sind nicht abgekaut — Zahnabnutzungsgrad nach Felten (1951) —1.

Eine weitere Beweisführung halte ich nicht für notwendig, denn aus dem Angeführten und aus den beigelegten Fotos ist klar ersichtlich, daß es sich bei beiden Schädeln, die Bolkay für Zwergmausschädel hielt, um Jungtiere von *Mus musculus* L. handelt. Eine Unterart *Mycromys minutus méhelyi* Bolkay, 1925, besteht also nicht. Somit ist auch die Unvollkommenheit oder Fragwürdigkeit der Etiketten belanglos. *Micromys*

minutus méhyelyi Bolkey, 1925 ist aus den Faunenlisten Bosniens und Bulgariens, wie auch aus der Liste der Zwergmausunterarten zu streichen. In Mittelserbien (Kraljevo) bleibt so nur eine Zwergmausunterart — *M. m. brauneri* Martino, 1930.

Dem Naturhistorischen Museum zu Beograd danke ich für materielle Unterstützung, der Leitung des Landesmuseums zu Sarajevo für die Erlaubnis zur Untersuchung und Frau Sofie Mikšić, Sarajevo, für die freundliche Zuvorkommenheit bei den Untersuchungen der Typen.

Zusammenfassung

Der Verfasser stellt fest, daß die Unterart *Micromys minutus méhelyi* Bolkay, 1925, nicht valid ist und aus der Liste der Unterarten der Zwergmaus wie auch aus den Faunenlisten der Säugetiere Bosniens und Bulgariens gestrichen werden muß. Durch aufmerksame Untersuchung der Schädel des Holotypus und des einzigen Paratypus fand er, daß beide von Jungtieren der Art *Mus musculus* L. stammen.

Summary

The author states that the subspecies *Micromys minutus méhelyi* Bolkay, 1925, is not valid and should be erased from the subspecies list of the Harvest Mouse as well as from the fauna list of mammals in Bosnia and Bulgaria. By a careful examination of the skulls of the holotype and the only paratype it has been found out that they come from young specimens of the species *Mus musculus* L.

Literatur

Bolkay, S. J. (1925): Preliminary notes on a new Mole (*Talpa hercegovinensis* n. sp.) from Central Hercegovina and diagnoses of some new Mammals from Bosnia and Hercegovina. — Novitates musei sarajevoensis, Sarajevo **1:** 1—16.

Ellerman, J., and Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. British Museum (N. H.) London.

Felten, H. (1951): Untersuchungen zur Taxonomie, Eidonomie und Ökologie der Kleinsäuger des Rhein-Main-Gebietes. Inaugural-Diss., Frankfurt a. M., 1951: 1—172, Tab. 1—111.

Gaffrey, G. (1953): Die Schädel der mitteleuropäischen Säugetiere. — Abh. u. Ber. aus dem Staatl. Mus. für Tierk., Dresden **21:** 1—123.

Gromow, I. M. (1963): IV. Ordo Rodentia — Nagetiere (russ.), St. 266—638 in: Gromow, Gurejev, Novikow, Sokolow, Strelkow und Tschapskij (1963): Säugetierfauna der UdSSR, Teil I. — Verl. AN SSSR, Moskva — Leningrad.

Kusnezow, B. A. (1944): VIII. Ordnung der Nagetiere. Ordo Rodentia (russ.). St. 263—362 in: Bobrinskij, Kusnezow und Kusjakin (1944): Bestimmungsschlüssel für die Säugetiere der UdSSR. — Verl. AN SSSR, Moskva — Leningrad.

Martino, V. (1930 a): Bemerkungen zur Ökologie einiger Säugetiere Jugoslawiens (russ.). Not. des Russ. wiss. Inst., Beograd **2:** 53—65.

Martino, V. (1930 b): Bestimmungsschlüssel für Nagetiere (serbokr.). Bul. d. Min. für Landw., Beograd 8, **29:** 113—136.

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. (N. H.), London.

Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer, 3. Aufl. G. Fischer, Jena.

Anschrift des Verfassers: Djordje Mirić, Naturhistorisches Museum Beograd, Jugoslawien

An albino specimen of *Microtus oeconomus arenicola* (de Sélys-Longchamps, 1841)

By VINCENT VAN LAAR

Eingang des Ms. 24. 12. 1964

During fieldwork on the island of Texel, which is situated north of the Dutch province of Noord-Holland, the author was lucky to obtain, besides 45 specimens of normal colour, one completely white Root Vole. This rare animal was caught on the 22th of June 1964 by the dog owned by the State decoy for duck-ringing at De Koog. As this mutation has not yet been described in connection with the subspecies *arenicola,* it might be useful here to publish some data on the rodent concerned.

Length of head and body of the intact specimen, a male, 106,6 mm, tail length 40,5 mm, length hindfoot (without nail) 19,4 mm, ear length 10,2 mm; weight 41,0 g. A few dimensions of the skull are: condylobasal length 25,0 mm, mastoid breadth 10,5 mm, zygomatic width 14,3 mm, diastema 7,6 mm and maxillary toothrow 6,2 mm. The fur was completely white, the ears were white too, the feet and the tail pinkish and the eyes red.

In view of the dimensions and the weight of the intact vole and the measurement of the skull and testes (greatest length 8,4 mm), it is clear the animal was not yet adult.

Skin and skull of this albino specimen are now in the collections of the Zoological Museum in Amsterdam (Reg. no. ZMA 7646). For new data on *Microtus oeconomus arenicola* I may refer to ZIMMERMANN & VAN WIJNGAARDEN (1965), Z. Säugetierk. **30**, 129–136. COLLETT, 1911/12 (according to ZIMMERMANN, 1942) makes mention of an albino and a red-yellowish specimen of *Microtus oeconomus.* STURM (1936) described some aberrant Root Voles from Pommern, Germany: „Auffällig ist bei verschiedenen (ad. u. juv.) ein reinweißer Fleck am Kinn, der sich bei einigen als ca. 5 mm breiter und 23 mm langer Streifen auf den Unterhals erstrecken kann. Ich sah ihn auch bei einem Stück des Stettiner Museums."

According to STEIN (1964, in litteris) Root Voles with this aberration in the fur of the chin are not exactly rare near Fürstenwalde (Spree). Among hundreds of Root Voles caught there, STEIN did not find any other differences in colour. STEIN also collected extensive material of *Microtus oeconomus* from Reipzig near Frankfurt a. O. He did find no other colour aberration than a specimen, the back of which was spotted (see also ZIMMERMANN, 1942). With regard to other colour aberrations in *Microtus oeconomus* is referred to ZIMMERMANN (1942).

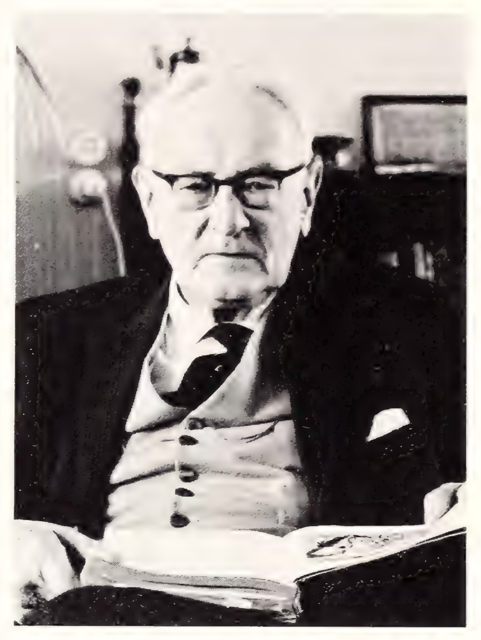
The author wishes to thank hereby Mr. M. EELMAN (De Koog, Texel) and Mr. G. J. DE HAAN (Den Burg, Texel) for their help during the fieldwork and Dr. G. H. W. STEIN (Berlin) for his notes on aberrant coloured Root Voles.

References

COLLETT, R. (1911/12): Norges Pattedyr. Kristiania.
STURM, H. (1936): Zur Kleinsäugetierfauna Pommerns. Dohrniana **15** : 28—33.
ZIMMERMANN, K. (1942): Zur Kenntnis von *Microtus oeconomus* (Pallas). Arch. Naturgesch. N. F. **11** : 174—197.

Address of the author: VINCENT VAN LAAR, Rubiconstraat 18, Beverwijk, Netherlands

Dr. A. B. van Deinse zum Gedächtnis



Am 11. Juli 1965 verstarb in Rotterdam Dr. Antonius Boudewijn van Deinse, pensionierter Lehrer am Gymnasium Erasmianum zu Rotterdam. Er war am 9. November 1885 in Nijmegen zur Welt gekommen, wo damals sein Vater am Städtischen Gymnasium Geographie und Geschichte lehrte. Als der Vater in gleicher Eigenschaft nach Arnhem versetzt wurde, hatte der junge Anton den weltbekannten Arcarologen Dr. A. C. Oudemans (1858–1943), als Biologielehrer, dessen Art des Unterrichts den Schüler so begeisterte, daß er sich zum Biologiestudium entschloß und 1906 in Utrecht immatrikuliert wurde. Seine Zoologie-Lehrer waren damals A. A. W. Hubrecht und H. F. Nierstrass. Er hörte ebenfalls Botanik und Geologie. 1910 legte er ein erstes Examen ab, und da er schon damals in dem Ruf stand, ein guter vergleichender Anatom zu sein, wurde er 2 Jahre lang Hauptassistent am Zoologischen Laboratorium der Universität Leiden. Zum 1. Januar 1913 trat er als Lehrer der Naturgeschichte am Gymnasium Erasmianum in Rotterdam ein und blieb dort bis zur Erreichung der Altersgrenze am 1. Januar 1951.

Zwischendurch promovierte van Deinse 1931 in Utrecht cum laude. Seine Dissertation „De fossiele en recente Cetacea van Nederland" umfaßt 304 Seiten sowie 39 Abbildungen auf Tafeln. Es ist ein prachtvolles Werk, an dem niemand vorübergehen kann und darf, der sich mit Walen befaßt.

Nachdem er sich ursprünglich nur mit den rezenten, an den niederländischen Küsten angetriebenen Walen befaßt hatte, bezog er später die Bodenfunde mit ein und brachte von 1924–1927 nicht weniger als 1200 Knochenreste fossiler niederländischer Wale zusammen, zog damit in seinen Ferien nach Brüssel, wo er sie in Zusammenarbeit mit Louis Dollo bestimmte und dann in Rotterdam studierte und beschrieb. Auch nach der Promotion blieb van Deinse den Walen treu, und es entging ihm schwerlich ein an der niederländischen Küste gestrandeter Wal, da er Schüler, Freunde und Mitarbeiter derart zu interessieren verstanden hatte, daß er über alle Strandungen sofort unterrichtet wurde, nach Möglichkeit jedes gestrandete Tier selbst untersuchte und so im Laufe von mehr als einem halben Jahrhundert ein Riesenmaterial zusammenbrachte, das sich in 3 verschiedenen niederländischen Sammlungen häufte.

Er befaßte sich nicht nur mit den körperlichen Resten, sondern ging auch durch Quellenstudium früheren Strandungen nach, so daß seine Nachweise gut 10 Jahrhunderte umfassen. Auch hat er sich der Geschichte des niederländischen Walfangs in histo-

rischer und in moderner Zeit gewidmet und ist mit Liebe den vielfach im Lande verwendeten Walkiefern, Wirbeln und Schulterblättern nachgegangen. Bis zu seinem Tode erstattete er jährlich Bericht über die Strandungen und war besonders glücklich, wenn eine bisher noch nicht oder nur sehr selten beobachtete Art zu vermelden war.

Nr. XI der 12 bei seiner Promotion zu verteidigenden Thesen lautete (übersetzt): „Es erscheint wünschenswert, daß von staatswegen ein Biologe angestellt wird, der sich um das Material, das durch Anspülung, Ausgrabung usw. gefunden wird und als Museums- und Studienmaterial in Betracht kommt, zu bekümmern hat." Es wurde kein besonderer Walbiologe angestellt, aber VAN DEINSE hat sich selbst dieser Aufgabe bis zu seinem Tode freiwillig gewidmet. Kein Wunder, daß VAN DEINSE über die Grenzen seines Vaterlandes und über den Kreis seiner engeren Fachgenossen hinaus unter seinem Spitznamen „de Potvis" bekannt war und ist.

Eine Bibliographie, die den größten Teil der etwa 300 Aufsätze VAN DEINSE's umfaßt, nämlich diejenigen, die über Seesäugetiere und Walfang berichten, erscheint 1965 in der Zeitschrift „Lutra".

SCHEYGROND, A. (1964): Vijftig jaren walvisonderzoek; een gouden jubileum van dr. A. B. VAN DEINSE. Natura 61, 186—188, 1 photo.

SCHEYGROND, A. (1965): In Memoriam Dr. A. B. VAN DEINSE. Lutra VII. p. 1—4, 1 pl.

ERNA MOHR, Hamburg

SCHRIFTENSCHAU

BECKER, KURT, und KEMPER, HEINRICH: **Der Rattenkönig** — eine monographische Studie. Duncker & Humblot, Berlin-München, 1964. 99 S., 22 Abb., 30,— DM.

Das ebenso interessante wie amüsante Bändchen beruht zu einem beträchtlichen Teil auf dem von Prof. Dr. ALBRECHT HASE gesammelten Material, nach bestem Wissen ergänzt durch zwei mit Rattenbiologie durchaus vertrauten Autoren. Das Wort soll wahrscheinlich von MARTIN LUTHER geprägt und im deutschen Sprachschatz seit 1524 nachweisbar sein. Besprochen werden durch Schwanzverwicklungen entstandene echte Rattenkönige aus Mitteleuropa, zumeist aus Deutschland, aber auch aus der Schweiz, Frankreich und den Niederlanden von 3 bis 32 verknoteten Hausratten in 37 und von jeweils 5 Eichhörnchen in 2 Fällen. 3 aus Java bekannt gewordene Rattenkönige bestanden aus 10 bzw. 8 *Rattus brevicaudatus,* sowie 5 *Chiropodomys gliroides.* Auch „Könige" von Hausmäusen und Katzen, unsichere Fälle, sowie offensichtliche Fälschungen werden erwähnt. Die Entstehungsbedingungen für „Könige" konnten noch nicht ergründet werden; ernsthafte Versuche zur künstlichen Herstellung von Rattenkönigen schlugen bisher fehl. Nur scheint soviel gewiß, daß stets die Anwesenheit von mindestens drei Tieren für das Zustandekommen erforderlich ist. E. MOHR, Hamburg

BOESSNECK, J., JÉQIER, J.-P., und STAMPFLI, H. R.: **Seeberg, Burgäschisee-Süd,** Teil 3, Die Tierreste. Verlag Stämpfli & Cie., Bern, 1963. 215 S., 23 Tafeln (Acta Bernensia **2**).

„Die hiermit vorgelegten Tierfunde der Station Seeberg-Burgäschisee-Süd besitzen durch ihre Herkunft aus einer nahezu vollständig untersuchten und in sich geschlossenen Siedlung innerhalb des europäischen Neolithikums eine überdurchschnittliche Bedeutung." Mit diesem Satz, der die Gründe für den besonderen Wert dieser Arbeit aufführt, leitet BOESSNECK sie ein. Die Station Burgäschisee-Süd gehört zum Cortaillod, also zum älteren Neolithikum. 19 904 bestimmbare Knochen von Säugetieren wurden gefunden, dazu 81 Vogelknochen von 18 Arten, 97 Knochen vom Grasfrosch und 13 vom Hecht. Fast alle werden als Reste von Mahlzeiten der Neolithiker gedeutet. 22 Säugerarten wurden festgsetellt: 5 Igel (13), 1 Feldhase (1), 2 Eichhörnchen (8), 29 Biber (572), 4 Wölfe (61), 13 Hunde (197), 15 Füchse (131), 7 Braunbären (72), 21 Dachse (227), 6 Fischottern (38), 8 Edelmarder (43), 6 Iltisse (21),

8 Wildkatzen (44), 62 Wildschweine (1855), 33 Hausschweine (949), 40 Rehe (1744), 120 Rothirsche (9505), 20 Schafe und Ziegen (223), 5 Wisente (110), 18 Ure (1909), 12 Rinder (2140). Die Zahl vor den Namen sind die Mindestindividuenzahlen, die Zahlen in Klammern die der gefundenen Knochen. Dabei sind die nicht sicher als Wild oder Haustier zu bestimmenden Knochen dem Hausschwein und dem Hausrind zugezählt.

Drei Richtungen sind es, in denen diese Arbeit für den Säugetierzoologen wichtig ist. Das sind einmal die eingehenden Angaben zur Osteologie europäischer Säuger, weiter die Angaben zur Faunistik und schließlich die Versuche, Differentialdiagnosen für die Unterscheidung von Ur, Wisent und Hausrind zu geben. Ich erwähne den letzten Punkt besonders, obwohl er eigentlich nur ein Teil des ersten ist; er ist aber wichtiger. Es kann nicht Sache dieses Referats sein, die einzelnen beobachteten Merkmale der Knochen aufzuführen. Wer sie braucht, muß ja doch zur Arbeit selbst greifen.

Zur Faunistik ist z. B. interessant die äußerst geringe Zahl der gefundenen Knochen des Feldhasen. Diese auch bei anderen Schweizer Stationen der gleichen Zeit gemachte Beobachtung erklärte Rütimeyer damit, daß die Neolithiker keine Hasen gegessen hätten. Diese Erklärung wird als unwahrscheinlich abgelehnt. Nun liegt die allein gefundene distale Humerushälfte in ihren Maßen unter denen der heutigen Hasen der Schweiz. Verfasser hält daher für möglich, daß das damalige Klima (dichter Wald mit feuchtem Mikroklima) für den Hasen ungeeignet war, so daß er kümmerte und selten wurde. — Unverständlich ist auch das gänzliche Fehlen des Elches. War ihm dieser Wald zu dicht? — Daß auch der Luchs fehlte, ist nicht auffällig, da dieser überhaupt nur sehr selten in Kulturschichten vorkommt.

Die Trennung der Knochen von Wisent und Ur ist nach Meinung des Verfassers immer möglich. „Bei den Hausrindern verwischen sich häufig die Merkmale." Hier ist öfter Wisentähnlichkeit zu finden. „Da die Unterschiede oft sehr klein sind, muß darauf geachtet werden, daß die Zuordnung eines Skeletteiles nicht nur nach einem Merkmal vorgenommen wird." Es werden dann die einzelnen Knochen verglichen und die Unterschiede herausgestellt, aber auch hingewiesen auf solche, die nicht sicher zu unterscheiden sind. „Die Bestimmung eines Einzelzahns ist immer fragwürdig" z. B.

Es bleibt noch die Aufteilung der Arbeit unter die drei Autoren zu erwähnen. Stampfli bearbeitete die Rinder (also Ur, Wisent und Hausrind), Jéquier die Wildtiere außer Wolf und Wildschwein und Boessneck die Haustiere, Wolf, Wildschwein und Vögel, Lurche, Fische sowie Einleitung und Schluß. Ein eingehendes Literaturverzeichnis schließt den Band ab.

Hermann Pohle, Berlin

Bresch, C.: **Klassische und molekulare Genetik.** Ein Lehrbuch. Springer-Verlag Berlin — Göttingen — Heidelberg, 1964. VIII u. 319 S., 14 Taf., Abb., 32,— DM.

Um es vorweg zu nehmen: Dieses Lehrbuch füllt eine seit langem bestehende Lücke, vor allem hinsichtlich der Ergebnisse der sogenannten molekularen Genetik, die bislang nirgends zusammenfassend zur Darstellung kamen. Dieses (molekulare) Teilgebiet der Genetik, das auf Untersuchungen des molekularen Feinbaus (RNS, DNS) besonders von Viren, Bakteriophagen und Bakterien fußend, vor allem in den letzten 10 Jahren eine Fülle von Einblicken in das Wesen der Erbsubstanz brachte, nimmt den breitesten Raum in diesem Werk ein. Von einem Mitarbeiter an Problemen der molekularen Genetik erfährt der Leser hier aus berufener Feder den gegenwärtigen Forschungsstand. Übersichtlich aufgebaut und klar gegliedert werden in allgemein verständlicher Sprache komplizierte Vorgänge und Zusammenhänge dargelegt, so z. B. die molekularen Grundlagen der genetischen Information, der primären Genfunktion, des genetischen Codes u. v. a. m. Begrüßenswert ist die zu jedem Kapitel gesondert aufgeführte Literatur. Dadurch wird es dem an besonderen Einzelheiten interessierten Leser erleichtert, sich die einschlägige Fachliteratur zu beschaffen. — Dieses allgemeine Urteil erstreckt sich auch auf den Teil der klassischen Genetik, der der historischen Entwicklung entsprechend dem molekularen vorangestellt ist. Auch in ihm erfährt der Leser alles Wissenswerte über die zytologischen Grundphänomene der Vererbung, die man an dieser Stelle erwartet: Kreuzungsanalyse (haploider und diploider Organismen: Mendelspaltung), Veränderungen des Erbguts, Systeme der Sexualität u. a. Trotzdem sind hier manchmal Akzente gesetzt, die störend wirken, so z. B. daß nirgends die drei Mendelschen Grundgesetze (Uniformitäts- oder Reziprozitätsgesetz, Spaltungsgesetz, Gesetz der Neukombination der Gene) klipp und klar formuliert werden: Man sollte unbedingt jeden Anschein vermeiden, als ob die „klassische" Genetik als „Opas (alte) Genetik" nur der — übertrieben ausgedrückt — mitleidig belächelte und weniger ernst genommene Vorläufer heutiger (molekularer) genetischer Forschungsmöglichkeiten ist! Unselig genug, daß eine solche (vermeintliche) Diskrepanz in der zoologischen Systematik, hie „klassische" — dort „neue Systematik", aufgetaucht und dabei ist, sich einzubürgern. Hier wie dort sollte man sich darüber im klaren sein, daß die „modernen" Teilgebiete dieser Disziplinen nur die Fortführung der jeweiligen Untersuchungsrichtung mit modernen Methoden

und dementsprechend erweiterten Kenntnissen ist. Aus didaktischen Gründen mag eine Trennung im Fall der Genetik in „klassisch" und „molekular" hingehen, in Wirklichkeit existiert ein solches Nebeneinander jedoch nicht. Das gilt, auch wenn wir heute noch nicht in der Lage sind, die jüngeren und jüngsten genetischen Erkenntnisse, überwiegend gewonnen an Mikroorganismen, in Bausch und Bogen auf die Verhältnisse bei höheren (diploiden) Organismen zu übertragen. Hierauf sollte der Lehrbuchverfasser gebührend Rücksicht genommen und hingewiesen haben, um bei dem fachlich un- oder zumindest wenig vorgebildeten Leser keinen schiefen Eindruck aufkommen zu lassen. Auch stört, wenn dem „unvorbelasteten" Leser gegenüber die Vorstellung vertreten wird, als könne man niedere und höhere Organismen einfach an Hand der jeweiligen Systeme der Sexualität voneinander trennen (Kap. 5/1). Der jeweilige Sexualmodus für sich betrachtet ist aber ebenso nur ein einzelnes Merkmal wie z. B. ein beliebiges morphologisches auch — und darin sollte über alle Fachgebietsgrenzen hinweg inzwischen Einigkeit bestehen, daß Einzelmerkmale für die Zuordnung bestimmter Organismen unzulässig sind. — Dies sind zweifellos gewisse dem referierten Werk anhaftende Schwächen, doch bleibt es trotz allem das unbestreitbare Verdienst dieses Lehrbuchs, mit dem Überblick über den gegenwärtig bekannten Stand des genetischen Lehrstoffs eine bestehende Lücke gefüllt zu haben. W. Villwock, Hamburg

Curry-Lindahl, Kai: **Djuren i Färg, Däggdjuren — Kräldjuren — Groddjur.** [Tiere in Farben, Säugetiere — Kriechtiere — Lurche]. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 1963 (3. Auflage). 196 S., Taschenformat, 12 Kr. schw.

64 Seiten mit 109 farbigen Darstellungen aller in Schweden vorkommenden und vorkommen könnenden Vierfüßler bilden den Anfang dieses Büchleins. Die Abbildungen von Karl Age Tinggard zeigen den Habitus der einzelnen Arten recht gut; sie dürften in den meisten Fällen ausreichen, auch dem Laien die Bestimmung eines gefundenen oder gefangenen Tieres zu ermöglichen. Wo das nicht mit Sicherheit der Fall ist, z. B. bei den *Myotis*-Arten, da helfen die Beschreibungen weiter. Es werden immer zuerst die Unterscheidungsmerkmale aufgeführt, dann Körper- und Schwanzlänge und das Gewicht. Es folgen Angaben über die Verbreitung, speziell für Schweden, und über die Lebensweise. Durchschnittlich ist jede Beschreibung 3/4 Seiten lang. Besprochen und gezählt werden 65 Landsäugerarten (6 Insektenfresser, 11 Fledermäuse, 3 Hasen, 21 Nager, 16 Raubtiere, 8 Huftiere), 5 Robben und 15 Wale (dazu 9 Reptilien und 14 Amphibien). Mit besonderer Nummer wird dann noch als 66. Landsäuger das recht umstrittene Zwergwiesel, *Mustela nivalis minuta,* (!) gezählt. Von den 70 Landsäugern und Robben sind 9 eingeführt: Feldhase, Kaninchen, Biber (der 1871 ausstarb), Bisamratte, Frettchen, Mink, Sika, Damhirsch, Moschusochse, und 4 Irrgäste: Teichfledermaus, Eisbär, Walroß, Sattelrobbe. 4 Arten werden gezählt, obwohl sie in Schweden nicht vorkommen: Feldmaus, Zwergmaus, Brandmaus und Steinmarder. Erwähnt, aber nicht abgebildet und nicht gezählt werden Bechsteins und Spätfliegende Fledermaus, Sumpfbiber und Nörz als noch nicht oder nicht mehr zu Schwedens Fauna gehörend. Die Wale sind, abgesehen vom Meerschwein, sämtlich Irrgäste. Addiert bzw. subtrahiert man diese vielen Zahlen sinngemäß, so ergibt sich, daß die autochthone Fauna Schwedens 53 und mit dem Meerschwein 54 Arten zählt. Den Schluß des Bändchens, vor den Literatur- und Namensverzeichnissen, bilden 11 Verbreitungskarten von Säugern und 3 von Reptilien und Amphibien. Die hier dargestellten Säuger sind Berglemming, Waldlemming, Birkenmaus, die Robben, *Clethrionomys rutilus,* Mopsfledermaus, Braunbär, Luchs, Dachs, Reh und die Fundorte von Mammut, Ur und Wisent.

Hermann Pohle, Berlin

Dasman, Raymond F.: **African Game Ranching.** Pergamon Press 1964. 4,95 DM.

Der bekannte amerikanische Säugetierökologe nimmt zu Fragen der Großsäugetierfauna Afrikas und ihrem Schutz in einer außerordentlich interessanten Form Stellung. Einleitend wird die Problematik aufgezeigt, welche durch die rasante Bevölkerungszunahme in afrikanischen Staaten erwachsen ist. Der Niedergang und die Bemühungen um die Erhaltung des afrikanischen Großwildes werden in höchst aufschlußreicher Art und Weise lebendig geschildert und die neuen Vorstellungen dargetan, welche zur Erhaltung der afrikanischen Tierwelt beitragen können. Am Beispiel der südrhodesischen Wildtiernutzung finden die offenen Fragen eine Darstellung, und in einem breiter angelegten Ausblick werden die Zusammenhänge zwischen Mensch, Wildtier, Haustier und Landschaft zusammengefaßt. Ein höchst anregendes und empfehlenswertes Büchlein, welches eine nützliche Ergänzung zu der von Thane Riney und W. L. Kettlitz in „Mammalia" Band 28, Nr. 2, Juni 1964 erschienenen Studie „Management of large mammals in the Transvaal" darstellt. W. Herre, Kiel

KIRCHSHOFER, ROSL: **Tiere im Haus.** Verlag Hallwyl Bern und Stuttgart, 1964. 255 S., 32 Kunstdrucktafeln, Ln. 12,80 DM.

Aus diesem gut lesbaren Band der Assistentin am Zoo Frankfurt a. M. gehen uns im Rahmen unserer Zeitschrift nur die Säugetiere an. Meerschweinchen, Goldhamster, Hamster, Hunde, Katzen, Igel, Siebenschläfer, Eichhorn sowie allerlei Halbaffen und Affen sind diejenigen Säugetiere, die heute am häufigsten als Hausgenossen gehalten werden. Für sie alle werden Haltung, Pflege und Geschichte kurz und zumeist zuverlässig angegeben. Bedauerlich ist Wiedergabe der veralteten Ansichten über polyphyletische Abstammung des Haushundes. Auch sollte man endlich — sofern es sich nicht wirklich um Zwitter handelt — die Rede von den „Tieren beiderlei Geschlechts" durch „beider Geschlechter" ersetzen. Es ist der Verfasserin dringendes Anliegen, den Tierfreunden *vor* der Anschaffung eines Hausgenossen klar zu machen, welche Verantwortung sie mit dessen Übernahme auf sich nehmen, und sie zu der Überlegung zu zwingen, ob auch wirklich alle Vorbedingungen dafür gegeben sind, daß Mensch *und* Tier Freude am Zusammenleben haben können. ERNA MOHR, Hamburg

KÖHLER, WOLFGANG: **Intelligenzprüfungen an Menschenaffen.** Unveränderter Nachdruck der zweiten, durchgesehenen Auflage der „Intelligenzprüfungen an Anthropoiden I" aus den Abhandlungen der Preuß. Akademie der Wissenschaften Jahrgang 1917, Physikal.-Mathem. Klasse, Nr. 1, 1921, mit einem Anhang „Zur Psychologie des Schimpansen". Springer-Verlag Berlin, Göttingen, Heidelberg 1963.

Mögen wir auch heute über das Wissen vor vierzig Jahren in Fragestellung und Erkenntnissen hinausgewachsen sein, so begrüßen wir es darum nicht minder, daß mit den „Intelligenzprüfungen an Menschenaffen" von WOLFGANG KÖHLER ein Klassiker der Primatenforschung als Nachdruck einem größeren Kreis von Kollegen zugänglich gemacht wurde.

KÖHLER schildert eingangs das Prinzip der Versuche, auf Grund derer er zu Aussagen über Intelligenzleistungen von Menschenaffen gekommen ist, und stellt die Versuchstiere, neun Schimpansen, vor.

Anschließend werden Umwegversuche und verschiedene Versuchsanordnungen zum Problem „Werkzeuggebrauch" und „Werkzeugherstellung" geschildert. An „Werkzeugen" werden genannt: Fäden zum Heranziehen des „Ziels" (meist Futter), Stöcke (zum unmittelbaren Heranholen von Gegenständen, als Springstange, Hebel, Löffel, Grabstock, Waffe zum Schlagen, Werfen und Stechen — „Hühnerstechen") und taugliche sowie untaugliche Ersatzmittel hierfür (z. B. „Heranpeitschen" einer Frucht mit einer Decke), Kiste und Kistenersatz (u. a. Mensch als „Schemel"), Leiter, Turnseil u. a. m.

Über Bemerkungen zum Nestbau, zum „Malen" und „Anbringen verschiedener Gegenstände am eigenen Körper" („Schmuckfunktion") gelangen wir zum Kapitel über „Werkzeugherstellung": Herstellung von Stäben und Verlängerung durch Zusammenstecken von Rohren, Hantieren an aufgewundenen Seilen, Aufbau von Kistentürmen usw.

Dabei wird auf besondere Schwierigkeiten bei der Lösung der gestellten Aufgaben hingewiesen: Auftreten mehrerer Teilaufgaben („Zweite Kiste darüber"), ungünstiger Baugrund u. dgl. „Gemeinsames Bauen" ist nicht als regelrechte Zusammenarbeit, sondern vor allem als „selbstsüchtiges" Mitmachen zu werten.

Von besonderem Interesse sind „Umwege über selbständige Zwischenziele" und „Zwei Umwege". Als Beispiel sei der Fall erwähnt, daß mit einem kurzen Stock das Ziel nicht erreicht, wohl aber ein langer Stock herangezogen werden kann, der dann für die Erreichung des Zieles geeignet ist.

Im Anschluß an die Schilderung des Beobachtungsmaterials werden die Anteile von „Zufall", „Nachahmung" und „echter Lösung" sowie „Einfluß früherer Erfahrung" diskutiert.

Im Schlußwort stellt KÖHLER (p. 191) fest: „Die Schimpansen zeigen einsichtiges Verhalten von der Art des beim Menschen bekannten. Nicht immer ist, was sie Einsichtiges vornehmen, äußerlich Menschenhandlungen ähnlich, aber unter geeignet gewählten Prüfungsumständen ist der *Typus* einsichtigen Gebarens mit Sicherheit nachzuweisen . . ."

Einige weitere Versuche und Beobachtungen über das Sozialverhalten innerhalb der Gruppe und der Gruppe dem Beobachter gegenüber sowie über das Sexualverhalten finden wir in dem Anhang (pp. 195—234).

Man mag heute zur Diskussion stellen, ob die Möglichkeit, daß einzelne Tiere gewisse Dressurleistungen bereits mitgebracht haben, genügend ausgeschaltet war und ob man nicht auch mehr Augenmerk auf die Trennung von Ererbtem und Erworbenem hätte richten müssen. In Anbetracht des Erscheinungsjahres des Originalwerkes (1921) scheint uns auf alle Fälle die abschließende Zitierung eines günstigen Urteils von R. M. YERKES aus dem Jahre 1943 (Chimpan-

zees. A laboratory Colony; Yale University Press, New Haven) gerechtfertigt: „After a critical survey of the contributions of KÖHLER and his associates in their relations to the experience and discoveries of our Yale group, and with memories of various differences of opinion during the years, it gives me peculiar satisfaction to be able to quote, with approval, from KÖHLER's general conclusions as to the nature of chimpanzee intelligence as published in 1925. Our findings, inferences, and conlusions generally confirm and in many instances supplement his."

W. FIEDLER, Wien

LEMPPENAU, UTE: **Geschlechts- und Gattungsunterschiede am Becken mitteleuropäischer Wiederkäuer.** Aus dem Tieranatomischen Institut der Universität München; München 1964. 39 S., 22 Tafeln, 6 Textabb.

„Die Arbeit steht primär im Dienst der zoologisch-archäologischen Forschung, ..., kann aber auch unter anderen vergleichend anatomischen oder etwa forensischen Gesichtspunkten als Grundlage dienen." So umschreibt Verfasserin in ihrer Einleitung Aufgabe und Zweck ihrer Arbeit, die sie an insgesamt über 400 Becken der mitteleuropäischen Wiederkäuer — Reh (78), Damhirsch (15), Rothirsch (29), Elch (9), Gemse (33), Steinbock (36), Ziege (über 70), Schaf (über 100), Wisent (23) und Rind (33) — durchführte. Da die archäologischen Funde selten vollständig sind, ergab sich als selbstverständlich, daß neben die Gesamtbeurteilung der Becken auch eine eingehende Betrachtung der einzelnen Teile trat. Außer den Geschlechts- und Artmerkmalen werden auch Altersunterschiede untersucht. Die Tafeln geben in sehr klaren Zeichnungen die Becken der einzelnen Wildarten wieder und zwar immer weibliche und männliche in den drei Ansichten. — Es kann nicht Sache dieses Referates sein, alle gefundenen Unterschiede aufzuzählen. Es mag aber festgestellt werden, daß jeder, der ihm vorliegende Becken oder Beckenteile von Wiederkäuern bestimmen will, zu dieser Arbeit greifen muß. — Eine kleine Kritik: Warum spricht Verfasserin immer von Gattungen, wenn sie Arten meint?

HERMANN POHLE, Berlin

Dem Andenken an Reinhard Dohrn. Reden, Briefe und Nachrufe. Herausgegeben von Dr. HEINZ GÖTZE, Heidelberg. Springer Verlag, Berlin, Göttingen, Heidelberg, New York. 70 S., 10 Abb., Halbleinen 18,– DM.

Das kleine, dem Andenken an REINHARD DOHRN gewidmete Bändchen mit Reden, Briefen und Nachrufen seiner engeren Freunde, ist kein Buch, das sich direkt an den Säugetierkundler wendet. Wenn an dieser Stelle trotzdem ein Hinweis auf dieses Bändchen erscheint, so deshalb, weil sich die profilierte Forschergestalt REINHARD DOHRNS kaum auf ein einziges Sachgebiet beschränken läßt. Gerade die in diesem Bändchen enthaltenen Briefe und Nachrufe in italienischer, englischer und deutscher Sprache geben beredtes Zeugnis über die Vielseitigkeit und internationale Bedeutung dieses Mannes ab, der als 2. Glied einer deutschen Forscherdynastie in Neapel gewirkt und viel dazu beigetragen hat, den Ruf der deutschen Zoologie über die Grenzen unseres Landes hinauszutragen. Das Bändchen enthält eine Reihe von Illustrationen, meist Photos aus dem Leben REINHARD DOHRNS und der mit dem Namen DOHRN unlösbar verbundenen Stazione Zoologica in Neapel. In einer Zeit, die nur zu schnell bereit ist, sich von Traditionen zu lösen, sollte diesem Bändchen, das mehr ist als ein Überblick über ein aktives Forscherleben, weite Verbreitung gewünscht werden.

GERD HARTMANN, Hamburg

VERTEBRATA HUNGARICA. Tom IV – Fasc. 1 – 2 / 1962. Tom V – Fasc. 1 – 2 / 1963.

Die beiden letzten Bände dieser ungarischen Zeitschrift bieten auch für die Säugetierkunde eine Reihe interessanter Arbeiten. HAMAR gibt einige neue Daten über die Verbreitung von *Microtis agrestis* in der rumänischen Volksrepublik, SCHMIDT macht Angaben über die Kleinsäugetierfauna in der Umgebung von Apaj-puszta. Über vergleichend-allometrische Untersuchungen der Schädelmaße ungarischen und norwegischen Rotwildes gibt eine Arbeit von SZUNYOGHI und TUSNÁDY Auskunft, über das Geschlechtsverhältnis ungarischer Fledermäuse sowie über eine Sammelreise nach Südargentinien berichtet TOPÁL. KRETZOI nimmt zu der Frage der Validität der Namen Arvicolidae, und Microtidae Stellung, MAHUNKA und MOLNAS erweitern die Kenntnisse über die auf Kleinsäugern gesammelten Milben. — Im Band IV nimmt TOPÁL kritisch Stellung zum Vorkommen von *Microtus oeconomus mehelyi* und widerlegt Angaben über das Vorkommen dieses Tieres in der Tiszagegend. Die postembryonale Entwicklung der Körpermaße des ungarischen Schafes wird von TUSNÁDY und VANGER geschildert, KRETZOI macht mit der Entfaltung der Wirbeltierfauna im Karpatenbecken bekannt, und TOPÁL beschreibt eine neue Fledermaus aus dem unteren Pleistozän von Ungarn: *Rhinolophus macrorhinus.*

W. HERRE, Kiel

Wild Life Conservation Training Course. Arranged by the University of Rhodesia and Nyasaland in collaboration with the Natural Resources Board of Southern Rhodesia. NRB 1963.

Für die Säugetierkunde ist Rhodesien in einen Brennpunkt des Interesses gerückt, weil in diesem Teil Afrikas das wild life management eine besondere Entwicklung und wissenschaftliche Untermauerung fand. Grundlagen für ein fundiertes Wissen über Säugetiere wurden dabei erarbeitet; diese Erkenntnisse sind in weitverstreuten Schriften veröffentlicht. Es ist daher zu begrüßen, daß Vorträge, welche einen Großteil neuer Einsichten zusammenfassen, als Bericht über einen Ausbildungslehrgang in einem Büchlein vereint wurden. GIBSON gibt die Einleitung, der sich die Eröffnungsansprache von DEEDES anschließt, welcher hervorhebt, daß Südrhodesien wohl über die modernste Wildtiergesetzgebung der Welt verfügt. Von Bedeutung ist der folgende Bericht von BOUGHEY über die Pflanzenökologie, die auch zu Fragen der Einwirkung von Feuer Stellung nimmt. TOPPS gibt einen klaren Einblick in die Ernährungsansprüche besonders der Wiederkäuer und die Bedeutung der Bakterien als Verdauungshelfer, die den Charakter aufgenommener Proteine gründlich ändern können: „that what is consumed probably has little relation to that what is absorbed." Über Krankheiten von Wildtieren und deren Bedeutung für die menschliche Zivilisation trug ROTH vor. DAVISON schildert die Techniken der Zählung; CONDY gibt einen Bericht über die Narkotisierung von Wildtieren, mit Rezepten. Der so bedeutsamen Frage der Bodenerosion und ihrer Kontrolle sind 2 Referate von JACKSON und HUDSON gewidmet. Von besonderem Interesse ist ein gründlicher Bericht von SMITHERS über Untersuchungen an Großtieren, dem eine Übersicht von BOULTON über Kleinsäuger folgt. Vielseitige Aufklärung gibt WEST über die Prinzipien des range managements und die Faktoren, welche Weidekapazität beeinflussen. Dabei sind die Aussagen über Haustiere in ihrem Verhältnis zu Wildtieren und zur Umwelt von besonderer Bedeutung, weil festgestellt wird, daß geeigneter Haustierbesatz einen günstigen Einfluß haben kann. Die wichtige Frage der Folge von Eingriffen in den Buschbestand beleuchtet STRANG; WEIR behandelt die Populationsforschung in Ergebnis und Problematik. Zecken an Wildtieren Zentralafrikas beschreibt JOOSTE. CHILD führt die Altersbestimmung von Jagdtieren vor. Hochinteressant und grundlegend für Naturschutzfragen sind die Erkenntnisse von SAVORY über Landverwüstungen und Wildtiernutzung in Südrhodesien, weil er ermittelte, daß in einem großen Gebiet 70 % der Wildtierarten an Zahl abnahm oder ausstarb, wenn die Natur allein ihr Gleichgewicht wiedererlangen sollte. SOWLS hebt daher in seinem Schlußwort die These hervor, welche LEOPOLD schon vor 30 Jahren in seinem Buch „Game management" aufstellte: „The conservation movement has sought to restore wild life by the control of guns alone, with little visible success. Management seeks the same end, but by more versatile means." Er weist auf die Bedeutung der von SMITHERS geförderten Programme hin, weil sie lehren, daß die Wildtiere Afrikas erhalten werden können, wenn ihr Wert als wirtschaftlich wichtige Rohstoffquelle aufgezeigt wird. Er faßt alle bisherigen Erfolge der Forschungen zusammen „Those who understand that wild life populations are dynamic, capable of surviving through great adversity, and capable of regeneration, have a more hopeful outlook. When we consider the trails that many species have already gone through and the opportunities that exist for the management of wild life we see the future with hope and enthusiasm."

WOLF HERRE, Kiel

KLAPPERSTÜCK, JOHANNES: **Der Sumpfbiber (Nutria).** 2. erg. Auflage. Die neue Brehm-Bücherei Nr. 115. Ziemsen Verlag Wittenberg/Lutherstadt; Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart; Kosmos Verlag 1964. 56 S., 28 Abb., 3,75 DM.

Als von diesem schon lange vergriffenen Bändchen eine zweite ergänzte Auflage angekündigt wurde, waren die Erwartungen hoch gespannt. Es ist deshalb so enttäuschend, feststellen zu müssen, daß außer einer einzigen Zeile nichts verändert oder verbessert wurde. Bei der 1. Auflage (1954) konnte man sagen, daß die Veröffentlichung ein Versuch, ein Experiment war, und die vielen Schwächen konnten damit entschuldigt werden. Diese Entschuldigung gilt aber nicht für eine 2. Auflage. Von allem, was während der letzten 10 Jahre in Deutschland und anderen Ländern — besonders in England und den Vereinigten Staaten — über *Myocastor coypus* veröffentlicht wurde, findet man nichts in dieser 2. Auflage. Doch auch von dem, was vor jener Zeit geschrieben wurde (z. B. die französische Monographie von MAURICE [1931], und das bekannte Werk von CABRERA & YEPES [1940]) ist dem Verfasser nicht bekannt, und wenn es ihm bekannt war, läßt er es sich nicht merken. Es ist, kurz gesagt, eine Veröffentlichung, die wir zu unserem Bedauern nicht empfehlen können.

P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

HYSING-DAHL, CHR. (1954): **Den Norske Grevling** *Meles meles* **(L.).** Univ. I Bergen Årbok, Naturv. rekke 16, 1–54, 10 Tab. (Summary in English).
HYSING-DAHL, CHR. (1959): **The Norwegian Otter** *Lutra lutra* **(L.), a craniometric investigation.** Univ. I Bergen Årbok, Naturv. rekke 5, 1–44, 7 Tab.

Obwohl es bei unserer Zeitschrift nicht üblich ist, Einzelaufsätze zu besprechen, soll doch mit den vorliegenden beiden Arbeiten eine Ausnahme gemacht werden, da die hierbei benutzte Methode so wichtig ist. Ältere Systematiker mögen wohl über „Maschinen-Biologie" spotten, doch es ist eine Tatsache, daß wir durch veränderte Anschauungen einerseits und durch Zeitnot andererseits bei großen Tierserien (Experimenten), doch genötigt sind, moderne Hilfsmittel wie Rechenmaschinen und dergleichen zu benutzen. Der norwegische Untersucher hat mit Hilfe des Lochkartensystems (Hollerith-Karten) Untersuchungen an Schädeln von Dachsen und Ottern angestellt. Seine Ergebnisse zeigen deutlich, daß diese Methode große Möglichkeiten bietet. Das gilt gleicherweise für taxonomische Arbeiten wie auch für andere Untersuchungen (Faunistik, Populationsdynamik, Wachstumsunterschiede usw.). Der Referent glaubt sogar, daß der Verfasser noch nicht alle Möglichkeiten ausgenutzt hat, die mit Hilfe seiner Karten zu erhalten waren; das ist wahrscheinlich auf die noch geringe Erfahrung mit dieser Methode zurückzuführen. Das Codocieren der Daten und das Anlegen der Karten selbst kann vielleicht anfangs beschwerlich sein, aber die Möglichkeit, die man nach der Einrichtung der Karten hat, alle Einzeldaten über die gegenseitigen Beziehungen in sehr kurzer Zeit zu untersuchen oder festzustellen, ob Korrelationen bestehen, macht das Lochkartensystem zu einem äußerst wichtigen Hilfsmittel bei wissenschaftlichen Untersuchungen. P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

Handbuch der Zoologie. 8. Band, 37. Lieferung. GOETHE, F.: **Das Verhalten der Musteliden;** 80 pp., 49 figs. RAHM, U.: **Das Verhalten der Klippschliefer;** 23 pp., 26 figs. Walter de Gruyter & Co., Berlin 1964, br. 60,— DM.

In der neuen Lieferung des Handbuches der Zoologie werden weitere Zusammenfassungen über Verhaltensprobleme gegeben; sie findet ein besonderes Interesse, weil F. GOETHE über das Verhalten der Musteliden eine auf breiter eigener Erfahrung gegründete Zusammenfassung gibt und U. RAHM über das Verhalten einer interessanten, der sehr wenig bekannten Gruppe der Klippschliefer das bisherige Wissen zusammentrug.

GOETHE schildert die alltäglichen Stellungen und Bewegungen sehr vieler Musteliden. Es ist auf diese Art und Weise möglich, sich ein gutes Bild über die mannigfaltigen Besonderheiten innerhalb der Gruppe zu machen. Sodann werden die Beziehungen zum Raum sowie das Verhalten bei Beuteerwerb und Nahrungsaufnahme eingehend dargetan, wobei eine Fülle neuer und interessanter Einzelheiten genannt werden. Auch der Abschnitt über die inter- und intraspezifischen Beziehungen bietet eine Fülle ausgezeichneten Materials. Abschließend werden die Aktivität und Rhythmik verschiedener Musteliden besprochen.

U. RAHM gibt zunächst eine Darstellung über Verbreitung und Biotop der Klippschliefer. Er erörtert die bevorzugten Territorien und die Aktivität. Sodann werden die Bewegungen, die Nahrung und die Lautäußerungen besprochen und das wenige Bekannte über die Entwicklung und das soziale Verhalten zusammengestellt.

Es ist insgesamt eine außerordentlich erfreuliche Lieferung. W. HERRE, Kiel

Eröffnungsansprache

des 1. Vorsitzenden der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde
Prof. Dr. Dr. h. c. W. HERRE

am 5. Oktober 1965 in Braunschweig

Wieder ist es mir Ehre und Pflicht zugleich, Sie alle namens der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde auf das herzlichste willkommen zu heißen. Mein besonderer Gruß gilt als Repräsentanten der Wissenschaft, welche die Menschheit über alle politischen Grenzen hinweg verbindet, Sr. Magnifizenz, dem Herrn Rektor der Technischen Hochschule Braunschweig, Prof. Dr. K. LÖHNER. Ich begrüße als Vertreter der Behörden den

Präsidenten des Niedersächsischen Verwaltungsbezirkes Braunschweig, Herrn Dr. Thiele, sowie Herrn Oberbürgermeister B. Liess. Ich begrüße alle Gäste und Fachkollegen aus dem Ausland, die so zahlreich erschienen sind, und ich begrüße alle Mitglieder, mit besonderer Herzlichkeit jene aus der DDR. Ich habe von weiteren Kollegen, die nicht bei uns sein können, Grüße zu übermitteln. Oft trennen uns weite Räume oder Kräfte, die wir nicht zu beeinflussen vermögen. Solche äußeren Umstände behindern einen Gedankenaustausch, der nicht nur uns persönlich dienlich ist, sondern der vor allem unsere Arbeit weitgreifender macht und ihre Bedeutung für die Allgemeinheit erhöht. Aus diesem Grunde bedauern wir es, daß unsere Vortragsfolge geändert werden mußte, weil einigen Kollegen nicht die Möglichkeit gegeben wurde, unsere stets über politische Grenzen hinausgreifenden Aussprachen zu bereichern. Aber der internationale Geist, welcher die Tagungen unserer Gesellschaft immer auszeichnete, bleibt auch in diesem Jahre gewahrt, weil so viele Kollegen von nah und fern zu unserer Versammlung erschienen. Ich denke, daß ich in Ihrem Geiste handle, wenn ich jenen Forschern, welche beabsichtigten, zu unserem Treffen zu kommen, aber am Erscheinen verhindert wurden, unsere Verbundenheit bezeuge.

Die Zahl der Anwesenden macht anschaulich, daß die Gesellschaft vor Jahren recht entschied, als sie beschloß, die Hauptversammlung in die frühherbstlichen Tage zu legen. So kommen wir nicht in persönliche Konflikte, wenn wir in den Hauptzeiten der Schulferien mit unseren Familien Entspannung suchen wollen. Vor allem aber haben wir uns in die mannigfachen Veranstaltungen anderer wissenschaftlicher Vereinigungen, welche zum Ausbau unseres Fachgebietes wichtige Anregungen geben, oder sogar für die Arbeit der Säugetierkunde Grundlagen darstellen, in passender Form eingereiht. Auf unsere rechte Eingliederung in die allgemeine Zoologie müssen wir stets bedacht sein. Unsere persönliche Arbeit, oder zumindest einen Teil unserer Kraft, haben wir auf die Säugetierkunde spezialisiert. Wir tun dies in dem Bewußtsein unserer allgemeinen Verbundenheit. Die Säugetiere reizen uns als Forschungsobjekt in allgemein zoologischer Sicht, obgleich sie einen verhältnismäßig jungen Tierstamm bilden, weil sie in einer vielfältigen Weise die Lebensmöglichkeiten der Erde ausnutzen und in mannigfachster Weise Spezialisierungen erwarben. Unter den Sonderentwicklungen der Säugetiere nimmt das Gehirn eine eigene Stellung ein. Seine Eigenarten befähigten die Säugetiere in einem stärkeren Maße zur Freiheit gegenüber der Umwelt, als dies bei anderen Tierklassen möglich wurde. So konnten sich die Säugetiere in einer besonderen Weise entfalten. Im Kreise der Säugetiere aber steht als Gehirnspezialist der Mensch. Zu einem rechten Verständnis des Menschen, also unseres eigenen Seins, gelangen wir nur, wenn wir den Menschen in den Stamm der Säugetiere einordnen, nur dann erfassen wir seine Eigenstellung.

Weil wir uns um eine Abschätzung des menschlichen Seins im Naturganzen bemühen, dürfen wir nicht in enges Spezialistentum verfallen, sondern müssen um eine rechte Eingliederung in das Ganze der Wissenschaft bestrebt sein. Daher müssen wir Verbindung zu anderen Fächern der Naturwissenschaften und auch zu den Geisteswissenschaften suchen und vertiefen. Im Kreise der Kenner der Säugetiere ist die Betrachtungsweise verschieden. Darum müssen wir Aussprache und Kritik erstreben und fördern. Dies ist eine der Grundaufgaben unserer Gesellschaft.

Dieser Aufgabe wegen muß die Gesellschaft auch bemüht sein, die Hauptversammlungen an Orten stattfinden zu lassen, die vom Geist der Säugetierkunde in vielfältiger Weise lebendig erfüllt sind. Dies ist in Braunschweig, der Stadt mit dem Löwen, der Fall. Über die Geschichte der Säugetierkunde in Braunschweig wird mein alter Freund A. Kleinschmidt Einzelheiten berichten. Ich möchte hier nur zwei Namen hervorheben, weil sie auch für die Ziele unserer Gesellschaft sinnbildlich sind: der Name Blasius hat in der Säugetier*forschung* einen besonderen Klang, Meerwarth hingegen war einer der Pioniere in der Popularisierung unseres Wissens. Er verstand es,

am Beginn dieses Jahrhunderts das Interesse breiter Öffentlichkeit an unserer Arbeit zu wecken und zu festigen. Das Streben solcher Männer ist unserer Gesellschaft Vorbild. Beide wirkten von Braunschweig aus. Herr Kollege SCHALLER setzt beider Tradition fort, und so danken wir ihm und seinen Mitarbeitern nochmals in aller Öffentlichkeit aufrichtig für die Einladung und die viele Mühe, welche er und seine Mitarbeiter sich mit der Vorbereitung der Tagung machten.

Die säugetierkundliche Arbeit in Braunschweig ist seit je verknüpft mit der Arbeit des Naturhistorischen Museums, welches jetzt sachlich und personell mit dem Zoologischen Institut eng verbunden ist. Dieses Museum hatte ich während der Kriegsjahre einmal kurze Zeit stellvertretend zu leiten. Obgleich diese Arbeit kurz war, hat sie mir wesentliche Anregungen gegeben, und daher bewegt mich ein Aufenthalt in Braunschweig in besonderer Weise. Als junger Privatdozent der Zoologie und vergleichenden Anatomie in Halle mußte ich damals Entscheidungen treffen und veranlassen, welche für den Weiterbestand dieses Naturhistorischen Museums in seinem traditionellen Sinne entscheidend waren. Ich habe den Eindruck, daß es noch immer nützlich sein kann, über diese kleine Episode in meiner wissenschaftlichen Laufbahn zu berichten und zum Nachdenken darüber aufzufordern, weil ich meine, daß Grundauffassungen unserer Wissenschaft berührt werden.

Kurze Zeit war ich vom Soldatendienst freigestellt, weil ich einen wissenschaftlichen Sonderauftrag zu erfüllen hatte. Die Biologie der Rentiere sollte erforscht werden. Als ich aus dem Norden Europas zurück war und die Ausarbeitung der Beobachtungen vornahm, wurde ein neuer Auftrag an mich herangetragen. Es fing sehr harmlos an. Einer Persönlichkeit, welche nicht unserem Fachgebiet angehörte, die nicht Naturwissenschaftler war, sich aber für Museumsfragen auch in unserem Bereich für zuständig hielt, war die Leitung des hiesigen Museums übertragen worden mit dem Auftrag, die unter Herrn Kollegen KOSSWIG begonnene Gestaltung der Schausammlung zu vollenden. Technische Kräfte waren gewonnen. An mich wurde nun das Ansinnen gestellt, nur für die wissenschaftliche Exaktheit der Beschriftungen zu sorgen. Als ich mich hier über Einzelheiten unterrichten wollte, erfuhr ich, daß der Beschaffung von Schaustücken wegen und um Platz für Schausammlungen zu machen, wichtige Teile des wissenschaftlichen Materials an private Naturalienhändler abgegeben werden sollten. Das erschien mir Verrat an der Sache der Zoologie ganz allgemein. Trotz wenig erfolgversprechender Ausgangslage setzte ich mich zur Wehr, überzeugte damals höchste Staatsstellen und mußte schließlich die Leitung des Museums stellvertretend übernehmen. Einiges konnte ich ordnen. Bald gab ich aber die Aufgabe ab, um wieder als Infanterist Dienst zu tun.

Mein Hauptanliegen entsprang einer Überzeugung vom Wesen unserer Wissenschaft, die mich noch heute erfüllt. Die Zoologie ist die Wissenschaft von den Tieren, vor allem jener unserer Zeit. In der Sache ist dies ein klares Gebiet. Die Zahl der Hilfsmittel, welche der Aufgabe dienen, die Tierwelt zu erforschen, ist groß. Die Hilfsmittel der Forschung hilft eine breite Öffentlichkeit schaffen. Daher hat sie das Recht, Auskunft über den Forschungsgegenstand und über Forschungseinrichtungen zu fordern. Dieser Aufgabe dienen mannigfache Dinge, sowohl wissenschaftliche Veröffentlichungen, zu ihnen gehören auch die mit unseren eigenen Kräften und Mitteln herausgegebene Zeitschrift für Säugetierkunde, sowie Tagungen, wie die heute beginnende, und nicht minder Schausammlungen von Museen. Im Lichte der Öffentlichkeit rückt eine Schausammlung nach vorn. Aber ebenso, wie hinter den wissenschaftlichen Veröffentlichungen intensive geistige Arbeit steht, ist ein Museum mehr als nur eine Schaustätte, es ist ein Schatzhaus des Geistes, es ist ein Raum, in dem Forschungsgüter zusammengetragen werden, welche als Hilfsmittel zur Gewinnung entscheidender Grundergebnisse der Zoologie völlig unentbehrlich sind. Das gilt gerade für die Säugetierkunde. Die Säugetiere leben versteckt. Säugetiere erreichen bemerkenswerte Kör-

pergrößen. Säugetiere haben als Jagdbeute oder Haustiere Bedeutung. Säugetiere spielen als Schädlinge eine Rolle. Die Eigenart der Biologie der Säugetiere bringt es mit sich, daß man Säugetiere in längeren Zeitabschnitten sammeln muß. Zur Förderung der Säugetierkunde spielen wissenschaftliche Sammlungen eine besondere Rolle. Diese wissenschaftlichen Sammlungen der Museen sind großen physiologischen Laboratorien, kostspieligen elektronenoptischen Einrichtungen, oder auch Zoologischen Gärten und Wildparks völlig ebenbürtig zur Seite zu stellen. In der Öffentlichkeit wird oft abwertend von verstaubten Sammlungen oder verstaubten wissenschaftlichen Museen geredet. Das ist nichts anderes als ein Zeichen von Unverständnis. Zur Erläuterung: Mit einem Elektronenmikroskop als solchem kann ein sachkundiger Beschauer wenig anfangen. Erst die Ergebnisse, die mit ihm gewonnen werden, machen ein solches Instrument wertvoll. Das gleiche gilt für die wissenschaftlichen Zoologischen Sammlungen. Aber bei Konstruktionen, welche menschlicher Geist schuf, ist man eher geneigt, Bewunderung zu zeigen, als beim Anblick von Gegenständen der Natur, als vor ihren toten Erscheinungsformen von Ehrfurcht erfüllt zu werden. Ebensowenig wie ein Apparat allein Ergebnisse liefert, zeigt auch eine wissenschaftliche Sammlung der Zoologie an sich keinen Nutzen. Es sind beides Hilfsmittel, die dem Fortschritt der Wissenschaft erst dienen, wenn sich forschender Menschengeist ihrer in der rechten Form bedient. Ich bin der festen Überzeugung, daß alle Dinge, welche Erkenntnisse über Tiere fördern, für uns wichtig und notwendig sind, und darum meine ich, daß auch die Schätze für den Geist, welche unsere Zoologischen Museen in sich bergen, geachtet, gemehrt und lebendig gemacht werden müssen durch beste Forscher und kritische Geister. Nur dann kann unsere Wissenschaft vorankommen zum Wohle der Allgemeinheit. Nicht vertieftes Spezialistentum allein ist Wissenschaft; echte Wissenschaft im Sinne fortschrittfördernden Wirkens kann nur erreicht werden durch eine Synthese aller Teilgebiete und ihrer allseitigen Förderung.

Doch Wissenschaft lebt nicht in einem abstrakten Raum. Sie gedeiht nur in lebendiger Wechselwirkung, bei einem steten Spannungsfeld der Forscher unter sich und mit der Öffentlichkeit. Gerade Zoologische Museen haben frühzeitig beigetragen, in diesem Sinne Arbeit für die gesamte Wissenschaft zu leisten. Sie haben die Öffentlichkeit unterrichtet über Ziele und Erfolge unserer Arbeit, unser Wissen und unser Wollen. Sie konnten dies nicht tun allein durch Gegenstände in Schausälen. Dies versuchten ihre historischen Vorgänger, die Raritätenkabinette. Das, was in heutigen Museen gezeigt wird, muß sichtbar gemachte Arbeit und Leistung sein. Nur dann finden diese Schauen das Interesse der Allgemeinheit, sie haben aber auch nur dann Wert für uns. Die Schauen beziehen ihre Substanz vom Forscher, welcher sich der wissenschaftlichen Teile der Museen bediente, der Beobachtungen freier Wildbahnen heranzog, der in Laboratorien experimentierte und der die geistigen Bezüge herausstellte. Säugetiere spielen in Museen als große anschauliche Objekte eine wichtige Rolle. Wir benötigen die Museen zur Speicherung von Unterlagen unseres Forschungsgutes. So werden wir in Forschung und Lehre mit den Museen in besonderer Weise verknüpft. Aber wir begrenzen uns nicht auf sie, wir haben mit allen Mitteln zu wirken. Wir wollen die innere Verknüpfung aller Teile der Zoologie, die Bedeutung ihrer unterschiedlichen Hilfsmittel in Apparaten und Sammlungen auch durch die Säugetierkunde spürbar und deutlich werden lassen, vor allem, weil im Kreise der Säugetiere der Mensch steht. Wir wollen auf diese Weise in rechter Form unseren Beitrag leisten zur Klärung der Frage aller Fragen, wie sie HUXLEY einmal nannte, nämlich die Frage nach der Stellung des Menschen in der Natur.

Diesem Ziele diene auch die 39. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde. Ich erkläre sie hiermit als eröffnet.

Die 39. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e.V. in Braunschweig

Vom 3. bis 9. Oktober 1965 wurde in Braunschweig die 39. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde abgehalten. An der Tagung nahmen 89 Mitglieder und Freunde der Gesellschaft teil, darunter 19 Ausländer aus 8 Staaten. Am 4. Oktober fand eine Führung durch das Naturschutzgebiet und den Tierpark Riddagshausen statt. Am Abend trafen sich die Teilnehmer zum zwanglosen Begrüßungsabend im Restaurant „Grüner Jäger" in Riddagshausen. Am 5. Oktober begann die Tagung mit der Begrüßung der Teilnehmer durch den 1. Vorsitzenden, Prof. Dr. Dr. h. c. HERRE, sowie durch S. Magnifizenz den Rektor der Technischen Hochschule, Prof. Dr. LÖHNER, den Präsidenten des Niedersächsischen Verwaltungsbezirks Braunschweig, Dr. THIELE, und durch den Oberbürgermeister der Stadt Braunschweig, B. LIESS. Im Anschluß an die Begrüßung wurden die wissenschaftlichen Sitzungen abgehalten, in deren Verlauf 35 Vorträge gehalten und 2 Filme gezeigt wurden. Am Nachmittag des 6. Oktober fand im Hörsaal P 2 der Technischen Hochschule die Geschäftssitzung für die Mitglieder der Gesellschaft statt. Am Abend gab die Stadt Braunschweig für die Gesellschaft ein Konzert in den Räumen des Schlosses Richmond, wo Oberbürgermeister B. LIESS die Teilnehmer begrüßte. Am Nachmittag des 7. Oktober besuchten 62 Teilnehmer das Max-Planck-Institut für Tierzucht und Tierernährung in Mariensee, wo nach einer Führung durch Prof. Dr. LAUPRECHT und Dr. HUTH auch die Laboratorien von Prof. Dr. GOTTSCHEWSKI und Dr. SCHILLING besichtigt wurden. Am 8. Oktober führte eine Exkursion mit 58 Teilnehmern zum Saupark in Springe und in den Zoo Hannover, wo die Teilnehmer nach der Führung durch Dr. L. DITTRICH im Zoo-Restaurant von der Stadt Hannover mit Kaffee und Kuchen bewirtet wurden. Den Abschluß der Tagung bildete eine Exkursion zur Hirschbrunft in den Harz (16 Teilnehmer). Dem Gastgeber, Prof. Dr. F. SCHALLER, und seinen Mitarbeitern, besonders Dr. O. v. FRISCH, ist die Gesellschaft für diese gelungene Tagung zu Dank verpflichtet.

Auszug aus dem Protokoll der Geschäftssitzung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. anläßlich der 39. Hauptversammlung in Braunschweig am 6. Oktober 1965

Die Sitzung wurde um 17 Uhr durch den 1. Vorsitzenden, Herrn HERRE, eröffnet. Anwesend waren 56 Mitglieder.

Aus dem Geschäftsbericht: Am 30. 9. 1965 waren 538 ordentliche Mitglieder eingetragen, das sind 5 mehr als 1964. Im Berichtsjahr verlor die Gesellschaft 3 Mitglieder durch Tod:

Prof. Dr. PAUL BROHMER
Prof. Dr. Drs. h. c. JOHANNES DOBBERSTEIN
Prof. Dr. LUDWIG ZUKOWSKY

Herr HERRE teilt mit, daß der bisherige Schatzmeister, Herr LEISING, sein Amt zur Verfügung gestellt hat, und daß Herr SCHLAWE die Kassenführung (ab 1965) übernommen hat. In Vertretung von Herrn LEISING erstattet Herr POHLE den Kassenbericht über das Geschäftsjahr 1964 und anschließend den Bericht der Kassenprüfer. Herr POHLE beantragt die Entlastung des Schatzmeisters, welche einstimmig erteilt wird. Auf Antrag von Herrn POHLE wird der Vorstand für das Geschäftsjahr 1964 einstimmig entlastet.

Die Mitgliederbeiträge werden für das Geschäftsjahr 1966 unverändert beibehalten.

Auf Vorschlag des Vorstandes nimmt die Versammlung für die Jahreshauptversammlung 1966 einstimmig eine Einladung der Herren SLIJPER, ENGEL und JACOBI nach Amsterdam an.

Die bei der Geschäftssitzung in Wien am 1. Oktober 1964 bereits einmal angenommene Neufassung der Satzung wird der Versammlung zur satzungsgemäßen zweiten Abstimmung vorgelegt. Zunächst werden alle Einzelparagraphen angenommen, sodann wird die Gesamtsatzung einstimmig angenommen. Die im Anhang zum Satzungsentwurf vorgelegte Geschäftsordnung wird von der Versammlung ebenfalls einstimmig angenommen.

Die Sitzung wurde um 17.48 Uhr geschlossen.

Vorläufige Einladung zur 40. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde in Amsterdam

Die 40. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde soll auf Einladung der holländischen Säugetierforscher in der Zeit vom 3. bis 7. Oktober 1966 in Amsterdam stattfinden.

Vorläufiges Programm

Sonntag,
2. Oktober: Anreisetag.

Montag,
3. Oktober: Am Morgen: Besuch im Kgl. Zoologischen Garten „Blijdorp" in Rotterdam, wo ein Lunch angeboten wird.
Am Nachmittag: Besuch im Naturhistorischen Museum in Leiden.

Wenn genügend Teilnehmer sich anmelden, kann diese Exkursion mit einem Autobus stattfinden. Sonst muß man mit dem Zug reisen.

Abends: Begrüßungsabend und Vorstandssitzung.

Dienstag,
4. Oktober: Am Morgen: Begrüßung; weiter während des ganzen Tages und evtl. abends Vorträge.

Mittwoch,
5. Oktober: Am Morgen: Vorträge. Die letzten zwei dieser Vorträge werden vom Kgl. Zoologischen Garten „Natura Artis Magistra" in Amsterdam gehalten. Anschließend Einladung zum Lunch durch den Zoologischen Garten und Führung durch den Garten bis ca. 15.30.

Donnerstag,
6. Oktober: Am Morgen: Vorträge.
Am Nachmittag: Stadtbesichtigung mit Rundfahrt (Boot).

Freitag,
7. Oktober: Ganztägige Exkursion.

Sonnabend,
8. Oktober: Heimreise.

Die Vorträge finden im Zoologischen Laboratorium der Universität von Amsterdam, Plantage Doklaan 44, statt. Das Laboratorium liegt in der Mitte des Zoologischen

Gartens, und die Teilnehmer können es durch den Garten erreichen. Die Lunchpause kann auf etwa 1½ Stunden beschränkt bleiben, weil man im Restaurant des Zoologischen Gartens lunchen kann. Die Hauptmahlzeit wird in Holland abends zwischen 18 und 20 Uhr eingenommen.

Da die Hotelbeschaffung in Amsterdam schwierig ist, ist es ratsam, bereits im Mai die Zimmer reservieren zu lassen. Weitere Auskünfte erteilt Prof. Dr. Slijper.

Es wird gebeten, recht bald Vorträge anzumelden bei Privatdozent Dr. Herwart Bohlken, 23 Kiel, Neue Universität.

Bisher liegen bereits folgende Meldungen vor

Wagner, H. O., Mexiko: Die Säugetiere nach der Geburt des Vulkans Paricutin 1943 und seinem Erlöschen 1950

v. Koenigswald, H. G. R., Utrecht: Die Hyäne als Ausdruck ihrer Zeit

Tembrock, Günter, Berlin: Evolutionstrends in der Lautgebung der Säugetiere

Leyhausen, Paul, Wuppertal: Möglichkeiten und Grenzen der Verwertung von Verhaltensmerkmalen in der Taxonomie

Festetics, Antal, Wien: Die ungarische Pusta und ihre Wirbeltiere

Festetics, Antal, Wien: Beobachtungen am pannonischen Steppeniltis

Herre, Wolf, Kiel: Über den Neuguinea-Dingo *Canis hallstromi* Throughton, 1957

Meunier, Karl, Kiel: Biegung und Drehung als Gestaltungselemente bei Hirschgeweihen

Sigmund, Leo, Prag: Über das Gehirn der Klippschliefer

Weidemann, Wolfgang, Hannover: Vergleichende Betrachtungen an Gehirnen von Cavioidea

Reichstein, Hans, Kiel: Zur Systematik afrikanischer Muriden

Schultz, Wolfhart, Kiel: Über die Zunge von *Tursiops truncatus*

Haase, Eberhard, Kiel: Über Bau und Feinbau der Caniden-Hypophyse

Köstlin, Karin, Kiel: Über Bau und Feinbau der Nebennieren südamerikanischer Nager

Rempe, Udo, Kiel: Die Ermittlung von Allometriekonstanten und das Transpositionsproblem

Petter, F., Paris: L'Origine des Muridés

Janský, L., Prag: Anpassung der Thermoregulationsmechanismen auf verschiedene Lebensbedingungen im erblichen (interspezifischen) Bereich der Säuger

Hartl, K., und Bubeník, A. B., Bilje: 24-Stunden-Periode des Wolfes, der Wolf-Schäferhund-Bastarde und des Schäferhundes im Laufe des Jahres

Welsch, U., Kiel: Über Altersveränderungen an Zähnen von Menschenaffen

Rieck, W., Hann. Münden: Populationsdynamische Untersuchungen beim Feldhasen

Corbet, G. B., London: Distribution and origin of british mammals

Internationale Primatologen-Gesellschaft

Vom 27. bis 30. Juli 1966 wird in Frankfurt a. M. der Kongreß der Internationalen Primatologen-Gesellschaft stattfinden. Es sind Vorträge aus den folgenden Sachgebieten vorgesehen: Morphologie, Systematik und Phylogenie, Sozialbiologie, Verhalten, sowie medizinische Primatologie. Am letzten Tag soll eine Exkursion stattfinden. Auskünfte über Einzelheiten des Programmes, Organisationsfragen und persönliche Einladungen erteilt das Kongreßsekretariat im Anatomischen Institut der Universität Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14.

Voles, Mice, Lemmings: Studies in Population Dynamics

by Charles Elton

Oxford 1942 (Photomechanischer Nachdruck 1965). Royal-octavo. 500 pages, frontispiece and folding table. Cloth bound. DM 84,— ($ 21,—).

Dieses Standardwerk der populationsdynamischen Säugetierforschung, in dem der Verfasser in sechzehnjähriger Arbeit eigene und fremde Erfahrungen zusammengetragen hat, ist im Krieg erschienen und dadurch kaum über die Grenzen Englands hinaus gedrungen. Da es immer noch die Grundlage für diese ganze Forschungsrichtung ist, wird es hier in einem photomechanischen Neudruck vorgelegt.

The Families and Genera of Living Rodents

by J. R. Ellerman

2 volumes. London 1940—41 (Photomechanischer Nachdruck Frühjahr 1966). Royal-octavo. Cloth bound. Subskriptionspreis je Band DM 100,— ($ 25,—). Nach Erscheinen je Band DM 120,— ($ 30,—).

Die Rodentia, die artenreichste Säugetierordnung, haben in Ellermans Studie die bisher noch nicht übertroffene systematische Bearbeitung gefunden, auf die jeder mit Nagetieren arbeitende Zoologe in irgendeinem Augenblick angewiesen ist. Beim Nachdruck wird besonders auf die einwandfreie Wiedergabe der zahlreichen Schädelzeichnungen Wert gelegt.

Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum

by George Edward Dobson

London 1878 (Photomechanischer Nachdruck Frühjahr 1966). Octavo. XLII & 568 pages, 30 plates. Cloth bound. DM 100,— ($ 25,—).

Dobson faßte alle rund 400 zu seiner Zeit bekannten Fledermausarten in diesem Katalog zusammen. Wenn auch im Laufe von 90 Jahren manche seiner Ansichten und Methoden fortschreitender Erkenntnis zum Opfer gefallen sind, so ist seine Zusammenfassung doch noch immer eines der Standardwerke der Fledermausforschung.

The Families and Genera of Bats

by G. S. Miller

Washington (Bull. US Nat. Mus. 57) 1907 (Photomechanischer Nachdruck Sommer 1966). Royal-octavo. XVIII & 282 pages, 14 plates. Cloth bound. Subskriptionspreis DM 80,— ($ 20,—). Nach Erscheinen DM 100,— ($ 25,—).

„Der Miller" gehört auf den Arbeitstisch eines jeden Fledermausforschers und bedarf keiner speziellen Empfehlung.

Index Generum Mammalium: A List of the Genera and Families of Mammals

by T. S. Palmer

Washington (N. Am. Fauna 23) 1904 (Photomechanischer Nachdruck Sommer 1966). Octavo. 984 pages. Cloth bound. Subskriptionspreis DM 160,— ($ 40,—). Nach Erscheinen DM 200,— ($ 50,—).

Palmers Zusammenstellung, die weit über den Rahmen der „North American Fauna" hinausgeht, fehlt fast immer, wenn diese Serie einmal zum Verkauf angeboten wird. Das Werk gehört, wie der vorhergenannte Titel, zum täglichen Handwerkszeug des Mammalogen und bedarf ebenfalls keiner speziellen Empfehlung.

Catalogus Mammalium tam viventium quam fossilium . . . nova editio (prima completa) et quinquennale supplementum

Auctore E. L. Trouessart

3 Bände. Berlin 1897—1905 (Photomechanischer Nachdruck Frühjahr 1967) Lexikon-Oktav. Ganzleinen. Subskriptionspreis, je Band DM 160,— ($ 40,—). Nach Erscheinen je Band DM 200,— ($ 50,—).

VERLAG VON J. CRAMER · 3301 LEHRE · GERMANY

C 222 09 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · HEFT 2

April 1966



VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdruck: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 76,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 15,80 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.
Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 31 (1966), H. 3, S. 81—176

South American Swamp and Fossorial Rats of the Scapteromyine Group *(Cricetinae, Muridae)* with Comments on the Glans Penis in Murid Taxonomy[1,2]

By Philip Hershkovitz

Eingang des Ms. 12. 3. 1965

Table of Contents

[1] Dedicated to Doctor Erna Mohr in honor of her 70th birthday.

[2] Financial support for technical assistance and preparation of the manuscript was received from the National Science Foundation (Grant GB 2059).

I. THE SWAMP AND FOSSORIAL RATS OF THE SCAPTEROMYINE GROUP *(CRICETINAE, MURIDAE)* OF SOUTH AMERICA

Introduction

Scapteromyines are medium-sized to extremely large long-clawed palustrine, subaquatic and fossorial rodents of the subfamily Cricetinae (family Muridae). Two genera (one new) and three species, including the largest and most fossorial of living cricetines, are recognized. Scapteromyines inhabit the mixed savanna-forest regions of southern Brazil, northeastern Bolivia and much of Uruguay. They also occur in the savannas and marshes bordering the lower Río Paraná-Uruguay and its estuary in Uruguay and northern Argentina, and along the Atlantic coastal swamps, lakes and lagoons of Uruguay and Rio Grande do Sul, Brazil (map. fig. 1).

The first cricetines to invade South America, in late Tertiary, found virtually unrestricted opportunities for radiating into every possible habitat type. With exception of small and non-competitive marsupials, no small mammals had filled the niches to be exploited by the rapidly spreading and prolific cricetines. These mice advanced from north to south along the Andean foothills and from west to east across the highland plains of Bolivia and southern Brazil. From uplands they filtered into emerging river valleys particularly along the levees as natural habitats became available. Each lap or spurt in dispersal was marked by explosive radiations with successive bursts on ever higher planes of specialization. Scapteromyines comprise one of these rapidly radiating clusters which diverged from an already highly evolved cricetine stock of the southern highland plains.

The non-technical term scapteromyine is employed here in the sense of a supergenus or generic group coordinate with oryzomyine, phyllotine, sigmodont, akodont, peromyscine, etc. With fuller knowledge of cricetine origin, dispersal and radiation one or another of these natural aggrupations of closely related and nominal genera may be consolidated into a single well defined genus. Others may be accorded formal tribal rank within the subfamily Cricetinae.

Material

The present review grew out of an attempt to determine the systematic position of the first specimens of *Mus tomentosus* Lichtenstein, 1830, to arrive in a North American Museum. Two study skins and skulls sent to the Chicago Natural History Museum

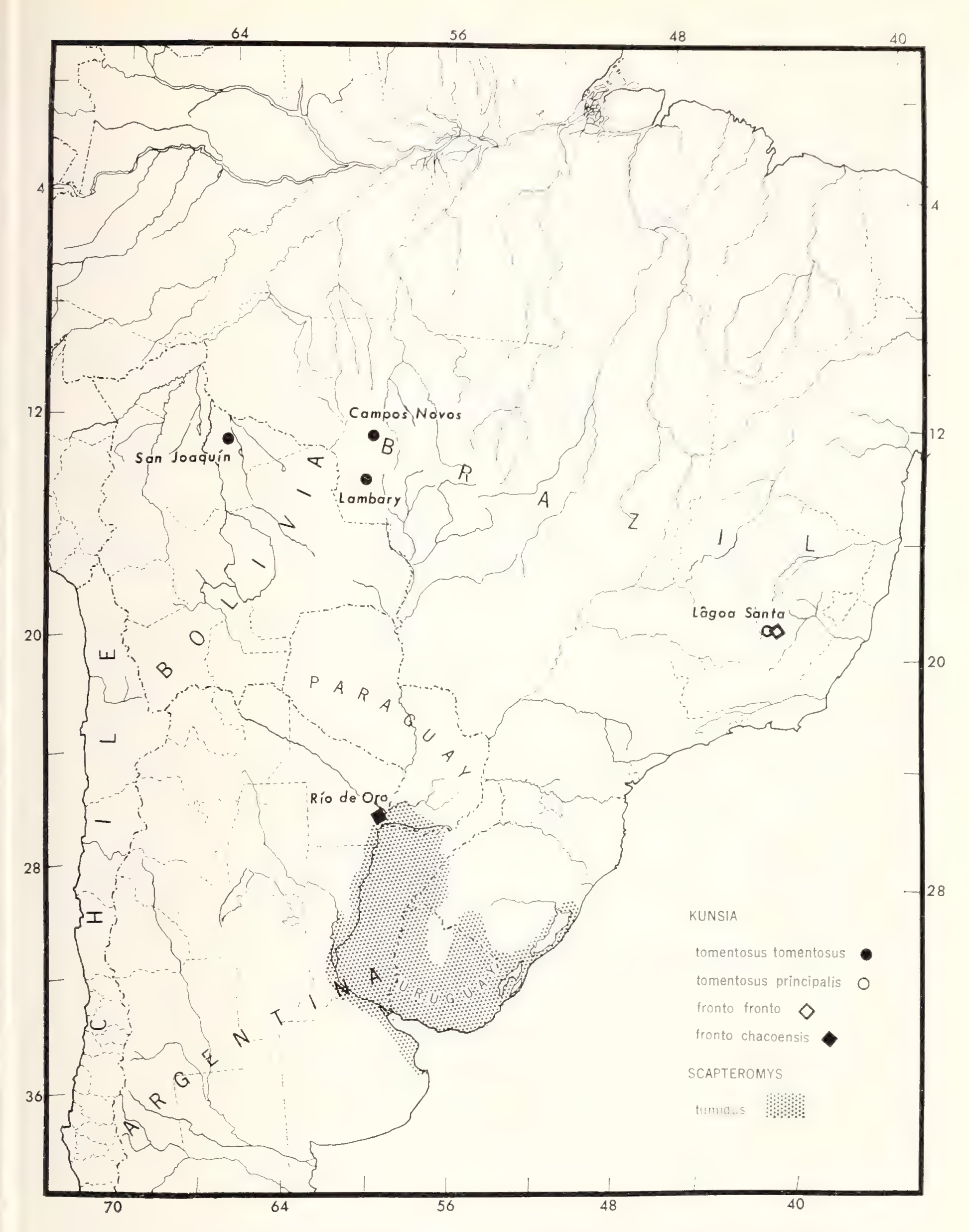


Fig. 1. Map, distribution of the species and subspecies of scapteromyine rodents.

for identification, were collected in October and December, 1963, by personnel of the Middle America Research Unit (MARU) during the course of their investigations of hemorrhagic fever in the San Joaquín region, Beni, Bolivia. At that time there was available for comparison in the Chicago Natural History Museum only a single topotype of the nearly related *Scapteromys aquaticus* Thomas (= *S. tumidus* Waterhouse).

In response to my urgent requests for additional study material, a total of 145 specimens was sent me by the scientific institutions and individuals listed below.

Mus tomentosus Lichtenstein
Type (skin and skull), Zoologisches Museum, Berlin, loan.
Scapteromys gnambiquarae Miranda Ribeiro
Cotype (skull only), British Museum (Natural History), loan.
Scapteromys chacoensis Gyldenstolpe
Type (skin and skull), Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, loan.
Scapteromys tumidus
American Museum of Natural History, loan, 122 specimens (skins and skeletons, 16 in alcohol).
British Museum (Natural History), loan, 11 specimens (skins and skulls).
Museo de La Plata, Argentina, exchange, 4 specimens (skins and skulls).
U. S. National Museum, loan, 1 specimen (skin and skull).
Professor Dr. Raul Vaz-Ferreira, Montevideo, Uruguay, gift, 4 specimens (skins and skulls).

Acknowledgments

This account of scapteromyine rodents could not have been undertaken without the cooperation of the authorities of the institutions listed above. For their prompt and generous assistance I am particularly grateful to Dr. Gordon B. Corbet of London, Dr. David Johnson and Dr. Charles O. Handley, Jr., of Washington, Professor Dr. J. A. G. Johnels of Stockholm, Dr. G. H. W. Stein of Berlin, Dr. Richard Van Gelder of New York and Professor Dr. Raul Vaz-Ferreira of Montevideo.

The specimens of *Scapteromys* made available to me for study by the American Museum of Natural History were collected during the course of field work conducted by that institution under a Grant from the U. S. Army Medical Research and Development Command (Grant DA—MD—49—193—63—G 82). My appreciation and gratitude is expressed to the Department of Defense for its sponsorship and support of research leading to a better knowledge of native faunas and host-parasite relationships.

The illustrations are the work of the Chicago Natural History Museum's staff artist Marion Pahl and Photographers John Bayalis and Homer V. Holdren. The drawings for figures 1, 7, 11—13 were made by Miss Josephine Stessl.

Abbreviations

The following abbreviations for names of institutions are used in the text and lists of specimens examined:

AMNH = American Museum of Natural History
BM = British Museum (Natural History)
BZM = Zoologisches Museum der Humboldt Universität, Berlin
CNHM = Chicago Natural History Museum
NRS = Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm
USNM = United States National Museum

Scapteromyine Group

Characters

External. — General size and form rat-like with adaptations for palustrine, semiaquatic and fossorial life; color somber, never reddish, pelage soft or harsh but not hispid; facial vibrissae comparatively short; tail (fig. 2) shorter than combined head and body length; ears (fig. 3) well rounded, length from notch always more than one-half length of hind foot; fore and hind feet (figs. 4, 5) comparatively large and powerful, claws elongate and approximately equal to or longer than their respective digits measured on dorsal surface, vestigial pollex with sharp or nail-like claw, fifth digit (less claw) extending to base of second phalanx of fourth digit; outer digits of hind foot short, the first (less claw) not extending to base of first phalanx of second, the

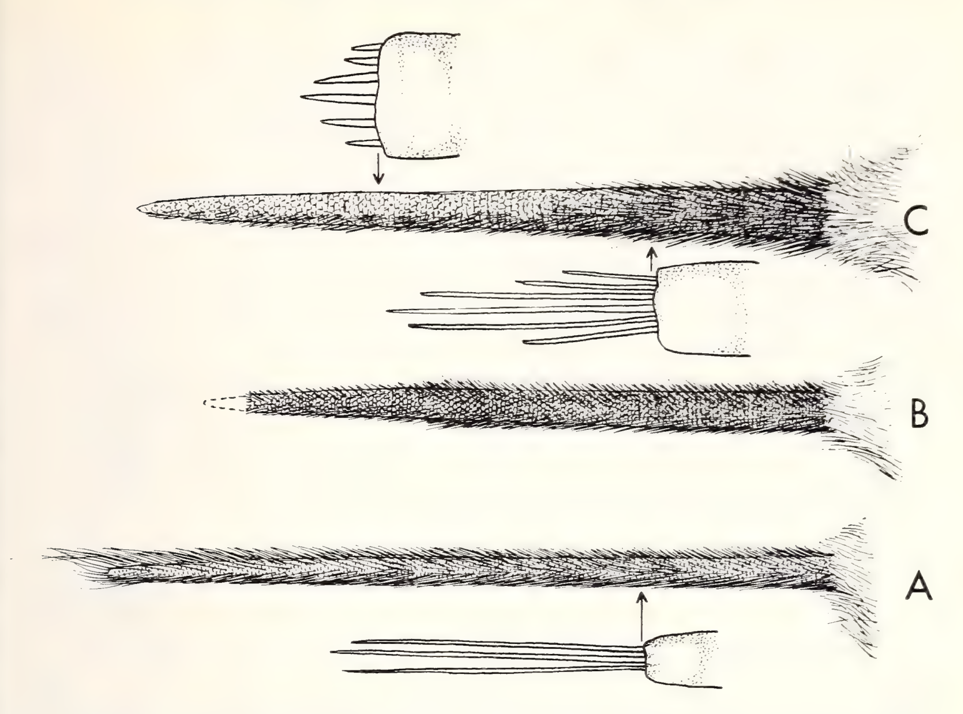


Fig. 2. Tails of scapteromyines, from dry study skins, lateral aspect: A. *Scapteromys tumidus;* B. *Kunsia fronto chacoensis;* C. *Kunsia tomentosus.* Scales and corresponding hairs from dorsal and ventral aspects as shown, greatly enlarged.

fifth barely reaching or extending slightly beyond base of first phalanx of fourth; heel hairy, plantar surface naked, largely scutelated, plantar turbercles 5 or 6, the first postdigital and metatarsal pads always well developed; mammae, 2 pectoral, 1 abdominal, 1 inguinal = 8.

Cranial (pls. 6, 8—15). — Dorsal contour of skull weakly convex with crest of supraoccipital raised slightly above plane of nasal tips; anterior process of premaxillary projected slightly or not at all beyond antero-vertical plane of incisors and never united with anterolateral border of nasals to form a tubular projection or trumpet; nasals tapering behind to a point or truncate with a short median process often present; supraorbital region narrow and constricted mesially, width at mid frontal plane less than greatest breadth of rostrum; supraorbital edges square and without beading, ridges or ledges but a rudimentary postorbital process present or absent; dorsal anterolateral processes ("horns") of parietal well developed; interparietal small but well developed, its greatest width about two thirds or less greatest distance across common parietal suture and approximately equal to width across frontoparietal suture; zygomatic arches complete, zygomatic plate high, wide and projecting well forward of antorbital bridge, its anterior border concave with dorsal corner rounded or pointed but not produced as a distinct spine; antero-posterior width of zygomatic plate more than one-half least interorbital breadth; dorsal opening of antorbital foramen ovate in outline and deeply excised exposing nearly full width of zygomatic plate when viewed from above; incisive foramina long, narrow, pointed fore and aft and produced posteriorly to or slightly beyond anterior plane of first molars; palatal bridge long and extending to or behind posterior plane of last molars, the hind border rounded or square with or without a short median

spine; posterolateral palatal fossae absent or rudimentary, posterolateral palatal pits small and rounded or slit-like; outline of mesopterygoid fossa U-or M-shaped, width at base of hamular processes equal to or greater than width of parapterygoid fossa measured at same plane; pterygoid processes more or less parallel-sided; parapterygoid fossa as seen from ventral surface, shallow roughly trapezoidal in outline, its anterior wall flattened and never undercut to form a deep pit; sphenopalatine vacuities large, lateral wings of basisphenoid and presphenoid thinly ossified and largely fenestrated; bullae moderately inflated their greatest anteroposterior axis less than alveolar length of molar row.

Dental (fig. 6; pls. 16—19). — Incisors moderately developed and not notably specialized, orthodont to slightly opisthodont, outer surfaces ungrooved; upper molar rows more or less parallel-sided, molars subhypsodont, unworn occlusal surface slightly terraced or plane with enamel pattern of first two upper and lower molars E- or S-shaped, i. e., tetralophodont or trilophodont, never bilophodont or 8-shaped; postcingulum reduced or obsolete and undefined in moderately worn molars; vestigial mesoloph discrete or completely fused with paracone; mesolophid absent or present in unworn m_{1-2} and fused with entoconid in worn; paralophule when present in m^{1-2} fused with mesostyle; entolophulid, if present, fused with mesostylid and/or mesolophid; enteroloph absent, ectostylid absent or poorly developed; anterolabial style, if present, fused with anteroloph.

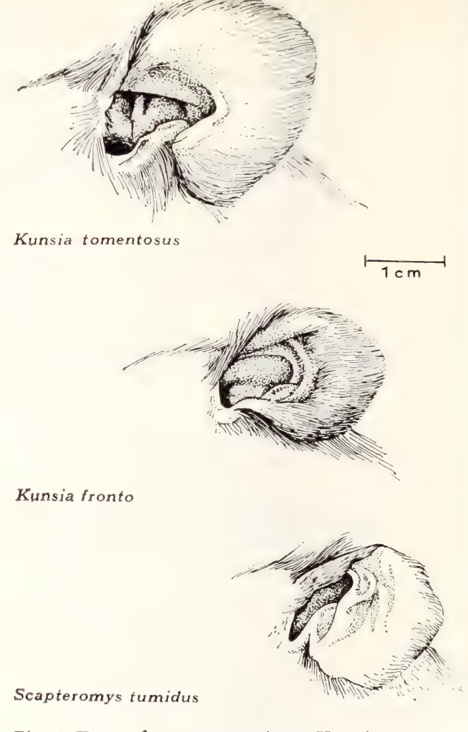


Fig. 3. Ears of scapteromyines. *Kunsia tomentosus* and *K. fronto* from dry study skins, relaxed; *Scapteromys tumidus* from spirit preserved specimen.

Phallic. — The glans penis of *Scapteromys* is described in Section II (p. 131, figs. 10—13).

Comparisons

The stout, long-clawed fore and hind feet distinguish scapteromyines from all cricetines except some oxymycterines[3] and the akodont *Notiomys.* The latter consists of considerably smaller animals with differently formed head and skull (pls. 1—4). The

[3] Oxymycterines include *Oxymycterus* (pls. 1—4), *Podoxomys, Lenoxus* and *Abrothrix. Microxus mimus,* type species *of Microxus,* is an *Abrothrix.* "*Microxus*" *iheringi,* first described as *Oxymycterus iheringi* Thomas, is a local form of *Oxymycterus rutilans.* Oxymycterines are preeminently insect, worm and grub eaters. They are nearest related to *Akodon* (sensu lato) but the line between the two is tenuous. The group is characterized by smooth, low-domed skull; long, narrow rostrum with nasals and premaxillaries produced well beyond anterior plane of incisors and forming a tube or trumpet; zygomata weak but complete, low slung and hardly spreading beyond lateral plane of braincase; zygomatic plate degenerate with pronounced slope backward and outward, its greatest anteroposterior width less than one-half interorbital breadth; interorbital region rounded without beading or ridges, its least breadth more than greatest width of rostrum; antorbital foramin with slight dorsal excision, antorbital bridge

oxymycterine *Podoxomys* and *Abrothrix* are likewise smaller with distinct cranial characters while the fore claws of *Abrothrix* are much shorter. Large species of *Oxymycterus* and *Lenoxus apicalis* are comparable in size to *Scapteromys tumidus*. Adults of *Oxymycterus* spp., however, are more uniformly colored rufous throughout with the ochraceous underparts little defined from sides, ears smaller and tail without pencil or specialized keel hairs. *Lenoxus*, like *Abrothrix*, is comparatively short clawed, nearly uniformly drab with pelage of underparts thin, tail sparsely haired with terminal one-fifth to one-third nearly bare and unpigmented. Scapteromyines differ further from all oxymycterines and true akodonts chiefly by the strong zygomata, stout, extremely wide and nearly erect zygomatic plate with anterior border concave, deep incision of antorbital foramina as seen from above, rostrum terminating at vertical plane of incisors without formation of trumpet, interparietal comparatively well developed (pls. 1—4), ectolophid absent or extremely small.

Scapteromyines are distinguished from sigmodonts principally by absence of spine on anterodorsal corner of zygomatic plate and relatively simple or unexcavated posteropalatal region. Cranial distinction from phyllotines depends on a combination of characters. In specific cases, any one of a number of gross cranial characters separates any species of scapteromyine from any phyllotine species (cf. HERSHKOVITZ, *1962:* 116—121 et seq.). The diagnostic dental characters of scapteromyines as compared with all other living cricetines are upper incisors orthodont, molars tetralophodont, enteroloph absent, ectolophid absent or rudimentary, mesoloph reduced and fused with paracone except in unworn m^3. The typical feature of the moderately worn molar of scapteromyines is the broad middle loph (II of upper, IV of lower) bifurcated at margin into a large lobe (paracone or entoconid) and a small lobe (paralophule + mesostyle or entolophulid + mesostylid), fig. 6).

The glans penis of *Scapteromys* with its bilobate, convergent and fused lateral bacular digits (fig. 10—13) is unique among murids so far as known. Phallic characters of *Kunsia* are unknown.

Adaptive Radiation

(Plates 1—4)

Adaptive radiation among scapteromyines begins with a hypothetical palustrine and subfossorial ancestor and leads ultimately to aquatic descendants on one hand and to obligate fossorial issue on the other. *Scapteromys* pursues the first line of evolution while *Kunsia* (gen. nov.) has already gone further than all other cricetines along the second.

When the ancestral scapteromyine reached the highland plains of eastern Bolivia or the planalto of southern Brazil, it was equipped for the exigences of life in floodlands during rainy periods and for surviving drouth and famine in dry periods. Increasing aridity in the seasonally dry Brazilian-Bolivian uplands accelerated the evolution of specializations for grinding and digesting dry tough grasses and shrubs

short, narrow with strong downward deflection; dorsal and lateral frontal sinuses well inflated; interparietal reduced; incisive foramina elongate, extending posteriorly behind anterior plane of first molars; palate long, wide and relatively uncomplicated; mesoptergoid fossa broad and wider than parapterygoid fossa measured at base of hamular processes; parapterygoid fossa shallow, not undercut or excavated anteriorly; sphenopalatine fissures or vacuities small or absent; mandible weak, elongate, angle longer than high, capsule of incisor root not forming a projecting tubercle; incisors weak with outer surface pale, the upper short and orthodont to opisthodont, the lower slender and pointed; molars small, hypsodont, occlusal surface crested to terraced; enamel pattern tetralophodont in unworn to bilophodont or 8-shaped in worn; second upper molar always longer than wide.



Fig. 4. Fore feet of scapteromyines, dorsal and ventral surfaces. *Kunsia tomentosus* and *K. fronto* from dry study skins, relaxed; *Scapteromys tumidus* from spirit preserved specimen.

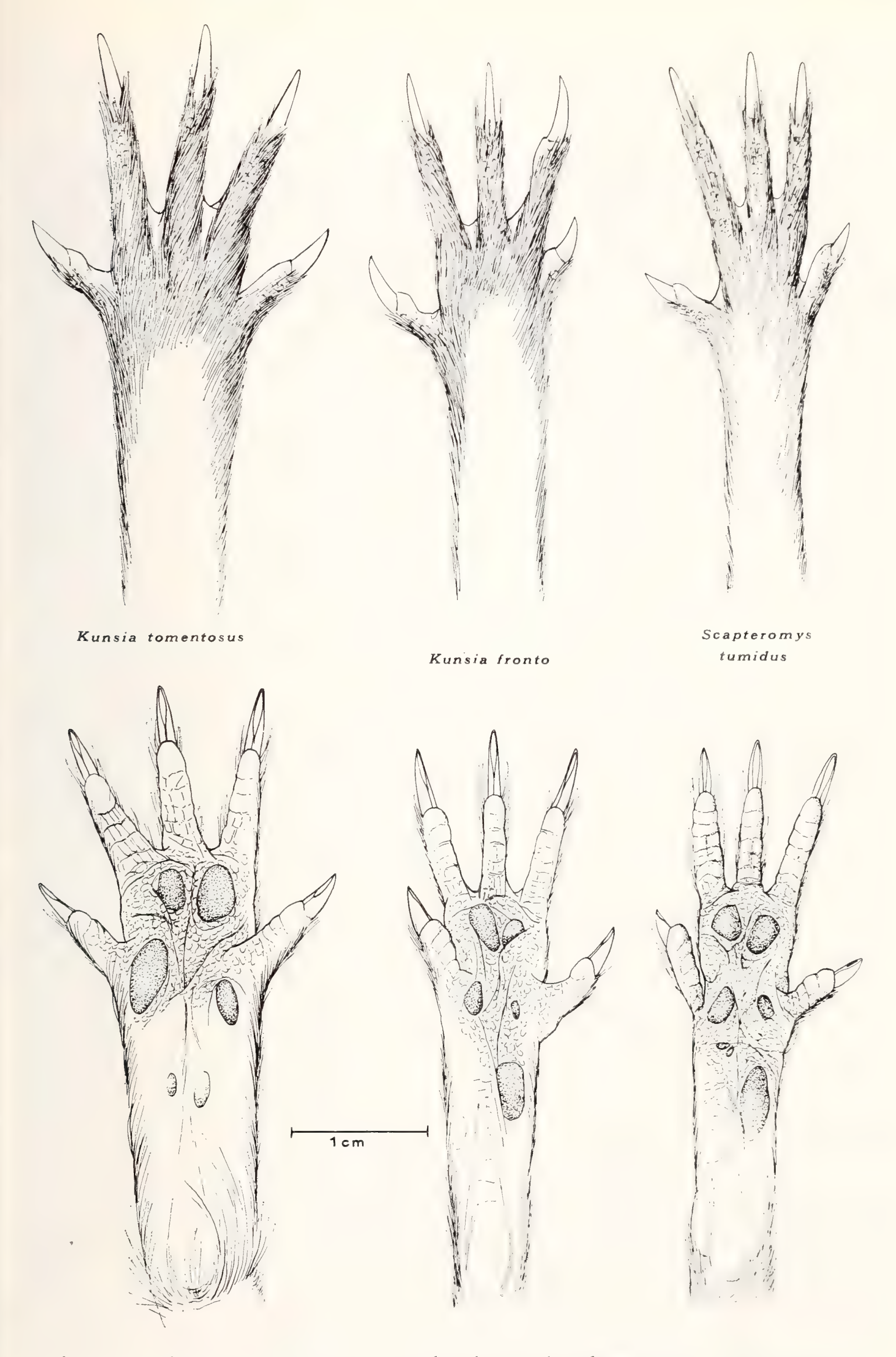


Fig. 5. Hind feet of scapteromyines, dorsal and ventral surfaces. *Kunsia tomentosus* and *K. fronto* from dry study skins, relaxed; *Scapteromys tumidus* from spirit preserved specimen.

found above ground and for burrowing beneath in search of tender roots, annelids, arthropods, and other invertebrates. Burrows and tunnels also served as refuges from predators and dessicating heat and winds. All the while, continued emergence and broadening of the flood plains through uplift and sedimentation of the Paraná River

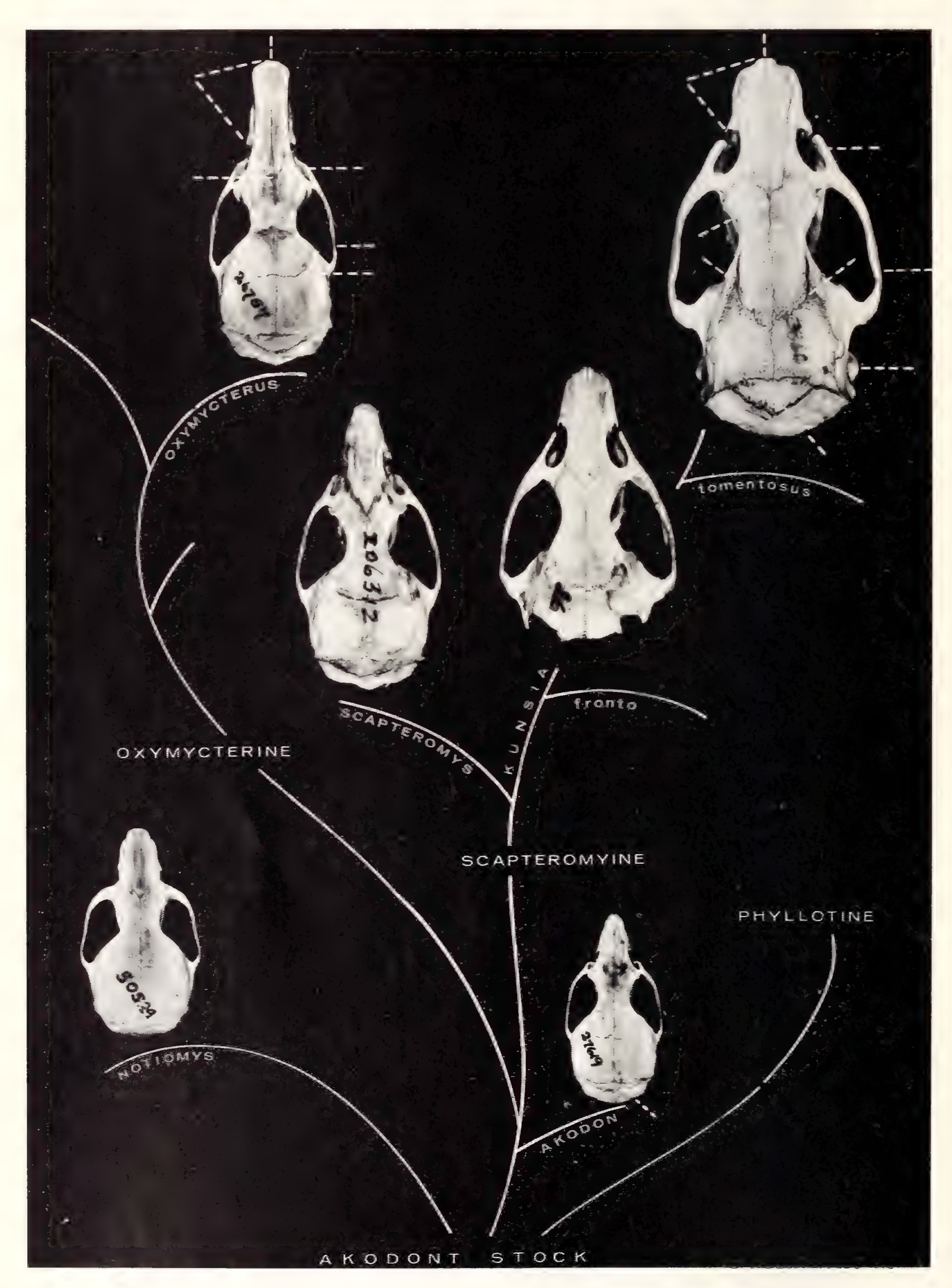


Plate 1. Phylogeny and cranial evolution of scapteromyines and the related long-clawed *Oxymycterus* and *Notiomys:* Dorsal aspect of skulls.

basin furnished new habitats for animals of the bordering highlands and gave impetus to the evolution of palustrine and aquatic forms.

The long digging claws, comparatively short tail, high and wide crowned molars and well formed zygomata with broad, forward projecting zygomatic plate of the hypothetical scapteromyine ancestor are preserved, perhaps with little modification

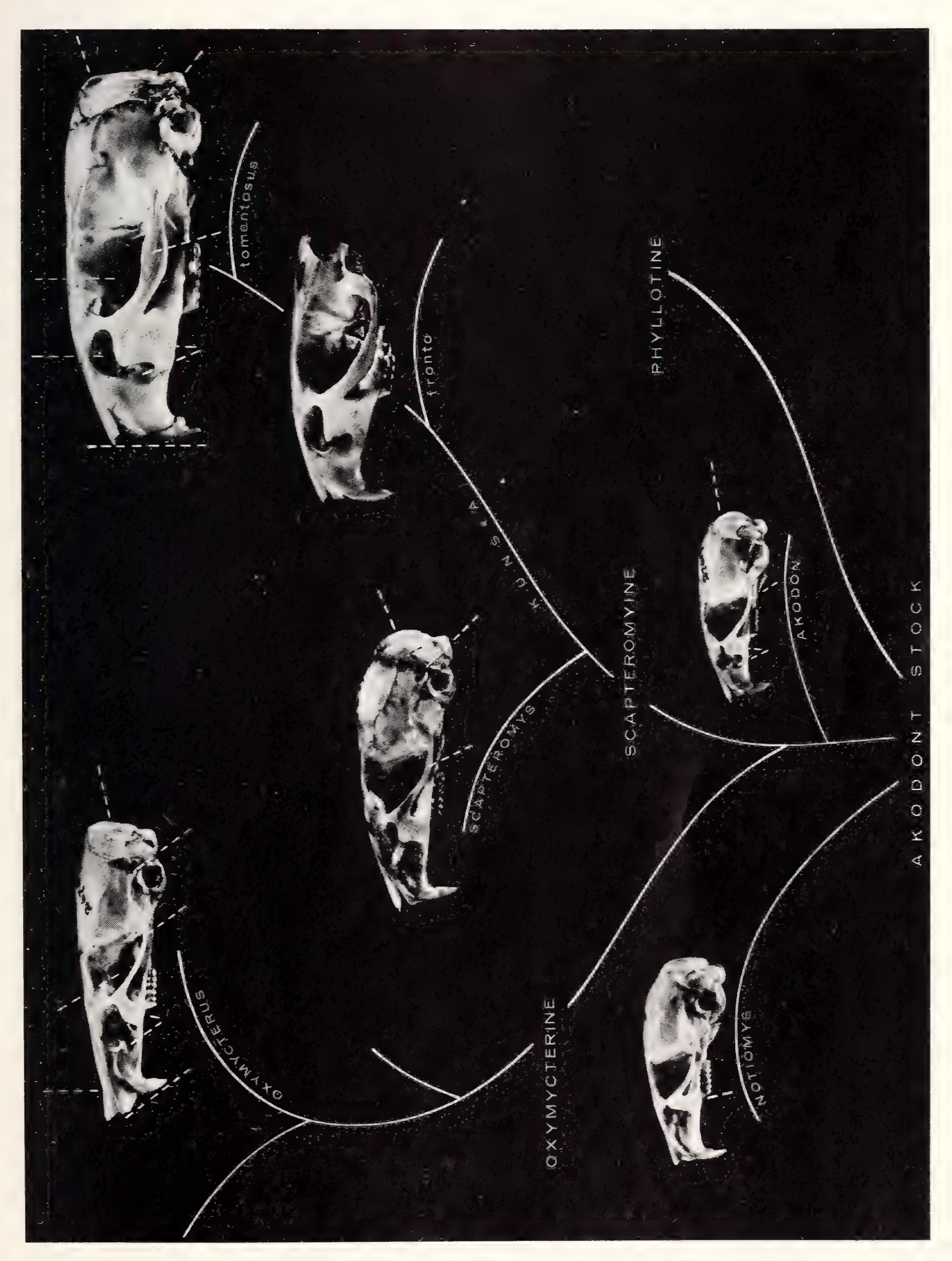


Plate 2. Phylogeny and cranial evolution of scapteromyines and the related long-clawed *Oxymycterus* and *Notiomys:* Lateral aspects of skulls.

in the single living species of *Scapteromys.* On the other hand, the thick water repellent pelage, oarlike hind feet with interdigital webbing and the caudal keel hairs of *Scapteromys* are newly evolved aquatic characters. In the frankly fossorial *Kunsia,* the comparatively simple digging ancestral equipment has become more highly specialized than in other cricetines. The pelage has become thinner and coarser, fore and hind feet thicker and stronger, claws longer and heavier, digital bristles longer and

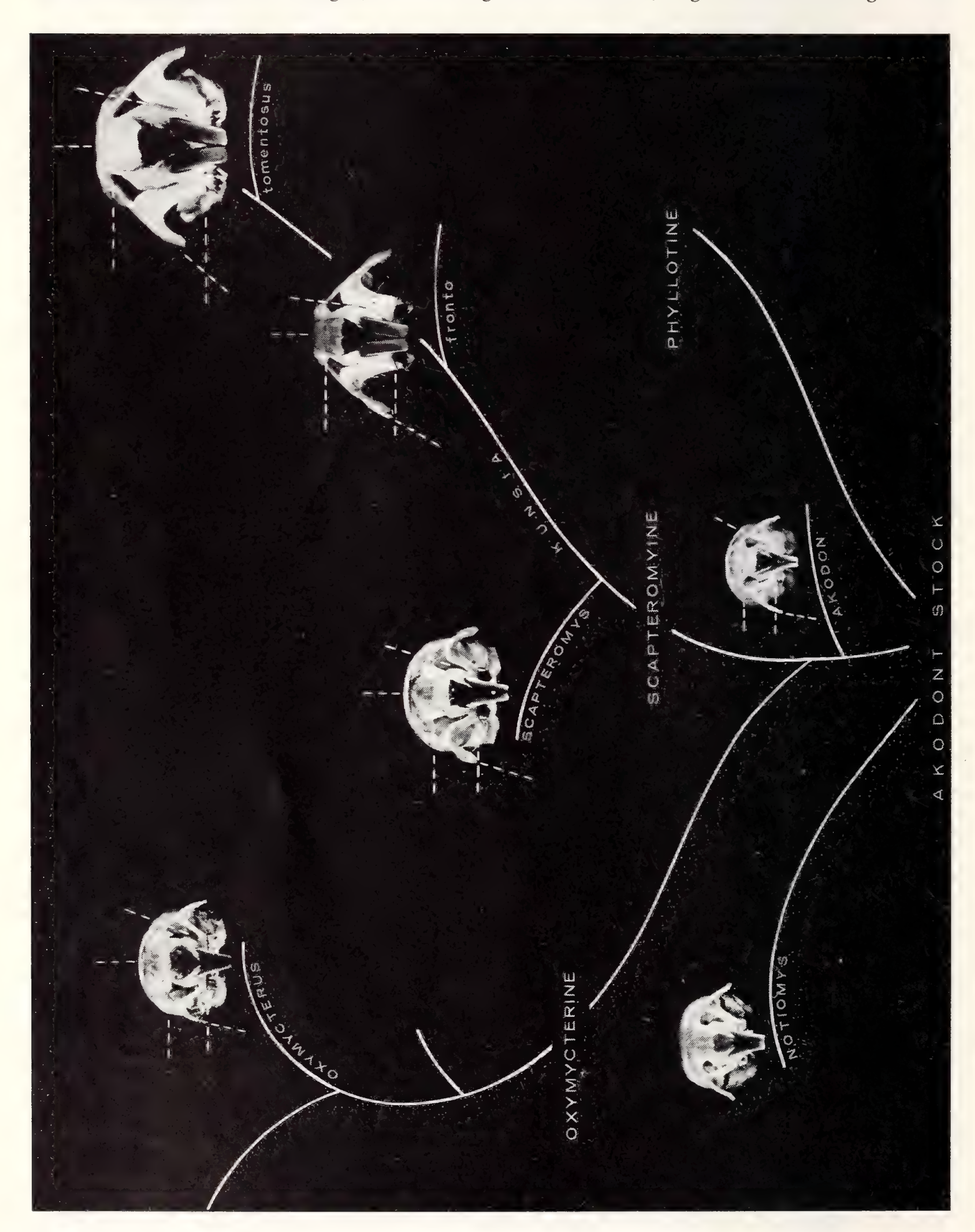


Plate 3. Phylogeny and cranial evolution of scapteromyines and the related long-clawed *Oxymycterus* and *Notiomys:* Anterior aspect of skulls. Note position and angle of zygomatic plate relative to horizontal plane of palate and top of skull.

thicker, ears smaller, tail shorter with scales coarser and pelage sparser, stiffer and shorter (fig. 2–5). Cranially, the muzzle has become heavier, with a pronounced downward inflection, the nasals shorter and broader throughout, their proximal ends less tapered and extending slightly or not at all behind fronto-maxillary sutures. In addition, parietal and occipital crests have made their appearance, the occipital bone

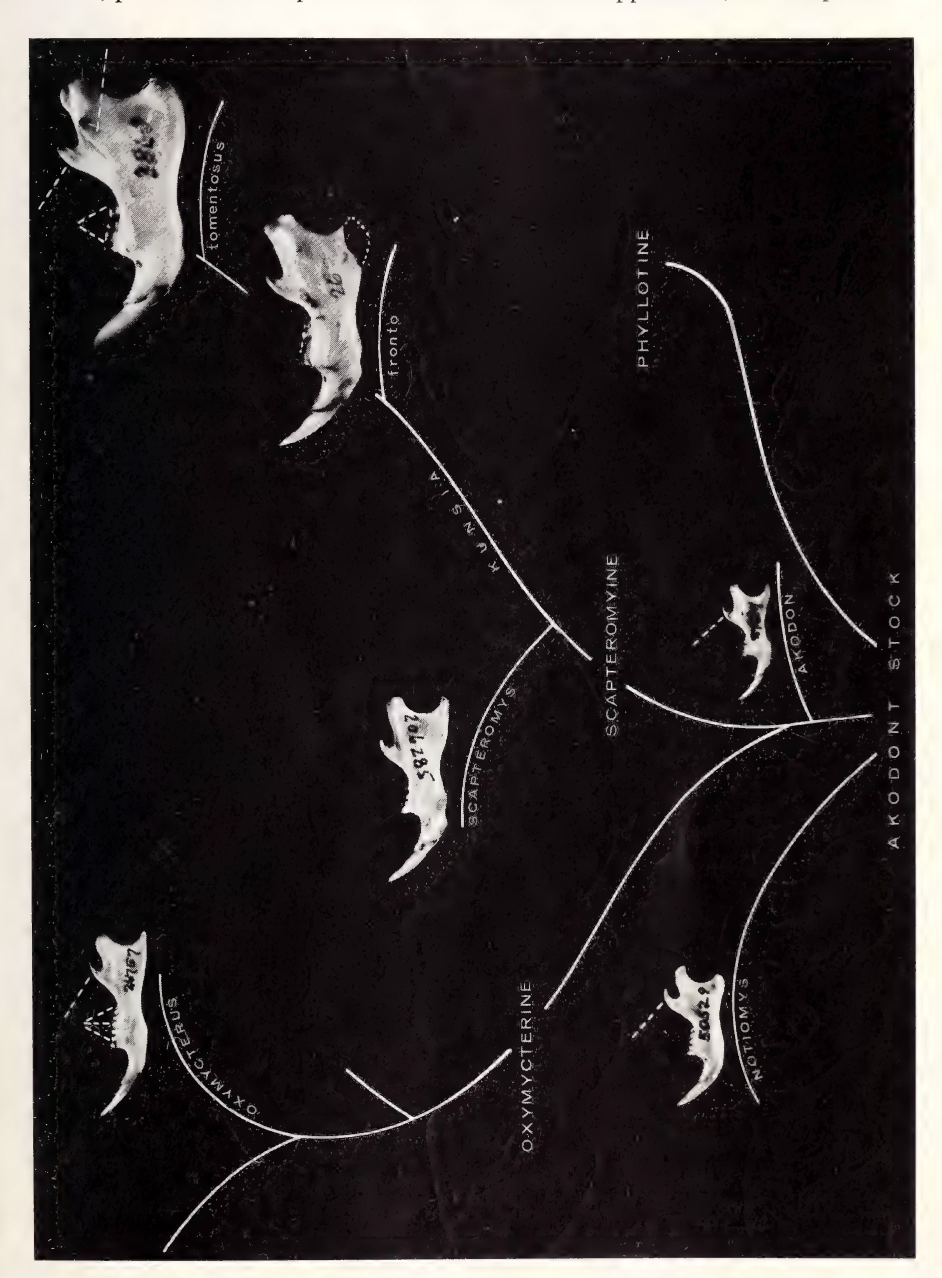


Plate 4. Phylogeny and cranial evolution of scapteromyines and the related long-clawed *Oxymycterus* and *Notiomys:* Mandibles.

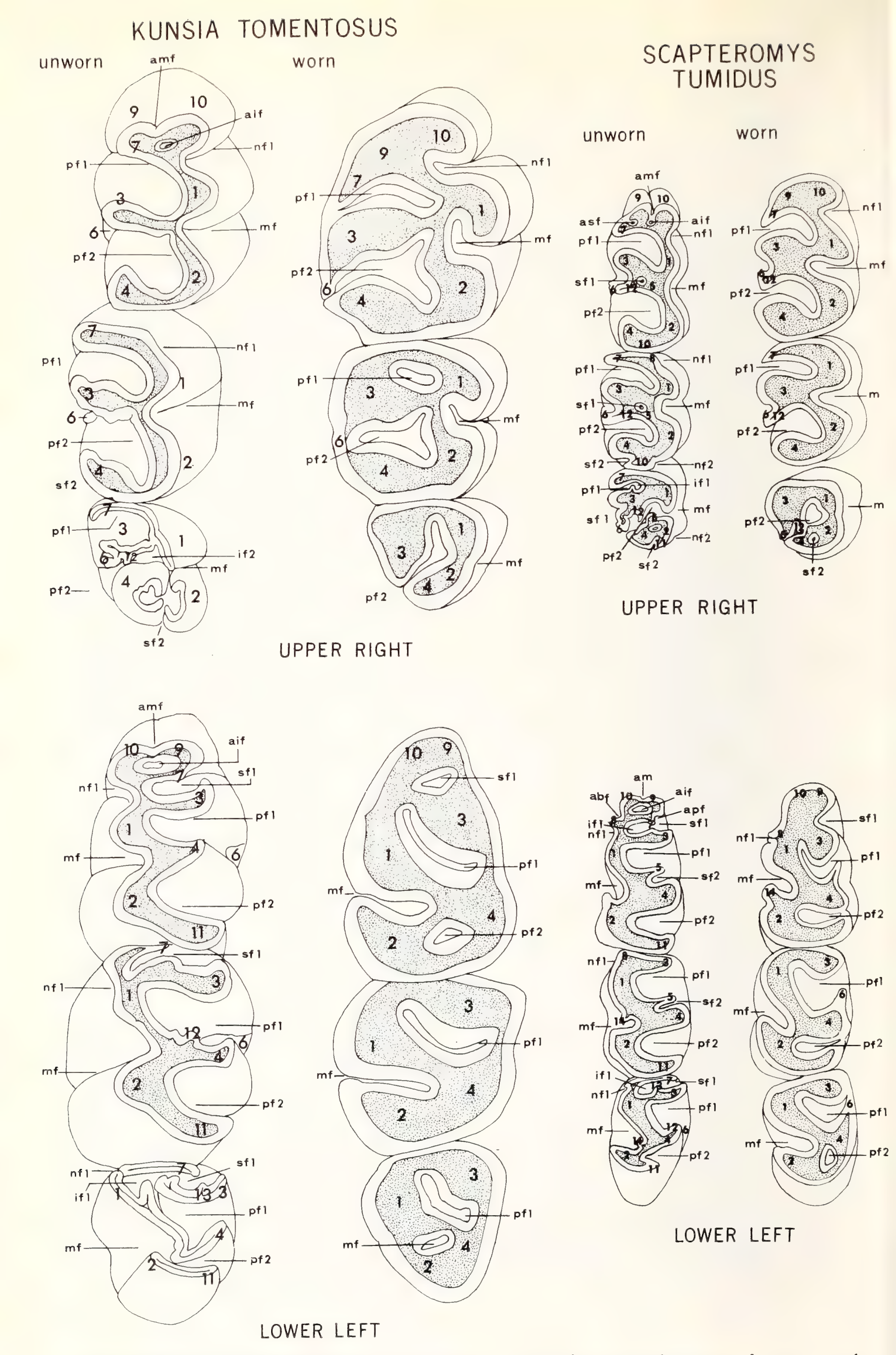


Fig. 6. Molars of *Kunsia tomentosus* and *Scapteromys tumidus;* Enamel pattern of unworn and worn upper and lower crowns. For explanation of symbols see page 95.

has inclined forward, the zygomata have become heavier, more outspread and raised, the jugal broadened and strengthened. Dentally, the upper incisors have become heavier but short of true seizer-digger proportions (cf. Hershkovitz, 1962:102) and the molar pattern has become more simple with obsolescence of the postcingulum, reduction and obsolescence of the mesoloph and tendency for the pattern of the occlusal surface of the lower molars to become S- rather than E-shaped.

Fossorial cricetines, like fossorial rodents in general, are of two functional types. The first is shrew- or mole-like superficially but with weak teeth and jaws and is primarily insect and worm eating. The second is pocket gopher-like with strong teeth and jaws and is primarily grass, forb and root eating. *Kunsia* is the outstanding, if not the only living gopher-like cricetine. Soricine or talpine cricetines are represented by neotropical oxymycterines and many akodonts, most notably the monotypic *Blarinomys*. They are characterized by thick, soft pelage, weak zygomata and mandible. They are generally small and wiry. Gopher-like rodents are comparatively large and stocky and nearly all their specialized characters, detailed in the above description of *Kunsia*, contrast with those of the soricine type.

Scapteromys, the other arm of the primary dichotomy in scapteromyine evolution is progressively becoming more adapted for aquatic life. Its present grade of evolution, however, equips *Scapteromys* less for a specialized aquatic way of life than for survival at times when no other way of life is possible. So far as known, *Scapteromys* does not prefer fish, molluscs or other highly specialized aquatic fare. Its comparatively weak incisors are better designed for cutting worms and grubs while the less simplified molars with persistent or vestigial mesolophs (id) can break only the weaker shells of arthropods. Its fossorial characters such as the long strong claws persist but may be diverted to other uses. Tree climbing, facilitated by these sharp and recurved digging claws, may still be as valuable to *Scapteromys* for survival as is swimming.

Aquatic adaptations in the ancestral scapteromyine may never have been advanced and they play no important role in the economy of *Kunsia*. Evolution of *Kunsia*, therefore, is more nearly in line with that of the dominantly fossorial ancestral form. On the other hand, *Scapteromys*, more primitive than *Kunsia* in most respects, has diverged more widely in leaving the digging habitus for the swimming and climbing.

Explanation of Figure 6[4]. Names of Enameled Elements

Upper Molars

1. Protocone
2. Hypocone
3. Paracone
4. Metacone
5. Mesoloph
6. Mesostyle
7. Anteroloph
8. (Anteroconule)
9. Anterolabial conule
10. Anterolingual conule
11. Posteroloph
12. Paralophule
13. (Enteroloph)

Lower Molars

1. Protoconid
2. Hypoconid
3. Metaconid
4. Entoconid
5. Mesolophid
6. Mesostylid
7. Anterolophid
8. Anteroconulid
9. Anterolingual conulid
10. Anterolabial conulid
11. Posterolophid
12. Enterolophulid
13. Metalophulid
14. Ectolophid

Names of Folds

pf 1 First primary fold
pf 2 Second primary fold
sf 1 First secondary fold
sf 2 Second secondary fold
mf Major fold
nf 1 First minor fold
nf 2 Second minor fold

if 1 First internal fold
if 2 Second internal fold
amf Anterior median fold
asf Anterior secondary fold
alf Anterior labial fold
apf Anterior primary fold
aif Anterior internal fold

[4] See Hershkovitz (1962: 69—115) for an account of cricetine molar evolution and a detailed description of the enamel pattern.

Relationships

Scapteromyines appear to be nearest related to phyllotines and oxymycterines and together they probably arose from a common akodont stock. In radiating into the aquatic niche *Scapteromys* followed a path which partly parallels that of the phyllotine genus *Pseudoryzomys* and the oxymycterine *Oxymycterus*. Resemblance to the latter extends also to burrowing habits and diet. Fossorial *Kunsia* has no ecological equivalent among phyllotines or oxymycterines but is most nearly approached in this respect by the similarly long-clawed but more distantly related *Notiomys*.

Incertae sedis

Of the three species discussed below, the first, *Mus fossorius* Lund may be a scapteromyine but the remaining two, originally described as species of *Scapteromys*, do not belong here. Determination of their true generic position requires examination of the types.

Mus fossorius Lund (1841: 276, 280, 281) from Lagôa Santa, Minas Gerais, Brazil, is described as follows, freely translated from the Danish:

(Page 276) "Among the genera of rodents I must consider two living forms known from skeletal parts found in the caves. One I denominate *Mus principalis* because it is larger than all others. The second I call *Mus fossorius* because the extraordinary developments of the ridge of the humerus indicates that the species is better able to dig in the ground than the others."

Mus fossorius is mentioned again twice in comparison with other species from Lagôa Santa, as follows.

(Page 280) "The first of these species *[i. e. Mus robustus* Lund =?, not *Hesperomys robustus* Burmeister = *Nectomys squamipes* Brants] is about the size of *Mus vulpinus* [= *Holochilus brasiliensis* Desmarest] but its form is more like that of *Mus principalis* [= *Kunsia tomentosus* Lichtenstein] and *M. fossorius*."

(Page 281) "*M[us] orycter* [= *Akodon nigrita* Lichtenstein] is a miniature *M. fossorius* from which it differs by its more delicate limbs."

Winge (1888:143) reviewed the Recent and Pleistocene mammals discovered by Lund in Minas Gerais. He regarded *fossorius* and all other rodents described from isolated humeri as indeterminable. Paula Couto (1950:271, footnote 285) suggests that *fossorius* may be *Nectomys squamipes* while Avila Pires (1960:39) treats *Mus fossorius* Lund, 1841, as a synonym of *Oxymycterus roberti* Thomas, 1901. If the latter is true, the name *fossorius* should replace *roberti*. However, it has not been demonstrated that *fossorius* and *roberti* are conspecific or even congeneric. Lund's description and comparisons of *Mus fossorius* indicate a very large cricetine such as *Nectomys squamipes*, a species of *Holochilus* or *Kunsia tomentosus*. The fossorial specialization and comparisons with *principalis* favor alignment of *fossorius* with *Kunsia*. Speculation aside, until the identity can be demonstrated by direct comparison, I accept Winge's dictum and regard *Mus fossorius* Lund as indeterminable.

Scapteromys labiosus Winge (1888:39, pl. 1, fig. 12 [head], fig. 13 [hind foot], pl. 3, fig. 1—1a [skull, molars]) should have been classified according to its author's own criteria as a *Habrothrix*, i. e., genus *Akodon* of current taxonomy. Judged by the original description and figures of head, foot, skull and second upper molar, *labiosus* resembles *Akodon azarae* Fischer (= *arenicola* Waterhouse) with some fine but significant differences, notably in shorter and posteriorly wider incisive foramina, narrower mesopterygoid fossa and shallower concavity of posterior border of mandibular ramus. There is absolutely nothing about *labiosus* that suggests more than remote relationship to scapteromyines.

Scapteromys modestus Miranda Ribeiro (1914:29, pl. 20 [skin], figs. 5, 7 [skull]), judged from the published figure of its skull, is not a *Scapteromys*. Its author compared it with the obviously different *Scapteromys labiosus* Winge (vide supra), with *Mus musculus* Linnaeus and with *Oryzomys longicaudatus* Bennett. Its cranial and dental characters, insofar as they can be appreciated from the poor photographic reproductions, correspond to *Calomys callosus*. The same criteria were probably used by Winge (1941:145) for identifying *modestus* with *Hesperomys expulsus* Lund (= *Calomys callosus expulsus*). However, if Miranda Ribeiro's description is reliable, the external measurements of *modestus* with ear 11 mm. and tail slightly longer than head and body, depart slightly from those of *Calomys callosus*, while the whitish underparts and pollex with claw would exclude *Calomys callosus*.

Metric Key to Genera of Scapteromyines

Size smaller, combined head and body length rarely more than 200 mm.; tail more than 68 % of head and body length and provided with keel hairs and pencil; hind foot (with claw) more than 19 % of head and body length; greatest skull length less than 45 mm.; alveolar length of molar row less than 8.0, width of m^1 less than 2.5; m_1 three rooted . . . . *Scapteromys* (p. 99)

Size larger, combined head and body length rarely less than 200 mm.; tail less than 68 % of head and body length and thinly haired throughout; hind foot (with claw) less than 20 % of head and body length; greatest skull length more than 45 mm.; alveolar length of molar row more than 8.0 mm., width of m^1 more than 2.5 $m_{1\text{-}3}$ four rooted . . . . *Kunsia* (p. 112)

Note: The minimal linear dimensions for *Kunsia* are based on extrapolations from the measurements of a single skin and two fragmented skulls of *Kunsia fronto*. See Table 4 for actual measurements.

Explanation of Map, figure 7

Kunsia fronto chacoensis

ARGENTINA

Chaco

Río de Oro, mouth at 27° S, 58° 35' W. A. Ros, September, 1896.

Scapteromys tumidus (1—34)

ARGENTINA

Chaco

1. Bermejo (Río), mouth at approximately 26° 50' S, 58° 21' W. Capt. J. Page.
2. Las Palmas, Riacho Ancho, 27° 08' S, 58° 41' W. Opposite Isla del Cerrito.

Entre Ríos

3. Médanos, 33° 27' S, 59° 08' W.
4. Sagastume (Arroyo), 33° 42' S, 58° 38' W. Ruta 12, km. 143.8.
4. Los Cisnes, Río Carabelas, 34° 00' S, 58° 50' W. Delta del Paraná, east of Campana. H. E. Box, Oct. 1919.

Buenos Aires

4. Pasaje Talavera, 33° 55' S, 59° 00' W. Delta del Paraná.
4. Isla Ella, not precisely located. Delta del Paraná. Robin Kemp, Jan. 1917.
4. Paraná Miní, not precisely located. At confluence with the Méndez Chico. Delta del Paraná. (Evidently not Río Paraná Miní, 27° 55' S, right bank Río Paraná).
4. Felipe (Arroyo), not precisely located. Delta del Paraná.

4. Isla Retama, not precisely located. Delta del Paraná.
5. Zárate, Arroyo Pesquerías, above Campana, 34° 09' S, 58° 59' W.
6. Paraná de las Palmas, 34° 10' S, 58° 58' W. At confluence with Canal 6.
7. Punta Lara (National Reserve), 34° 47' S, 58° 01' W. E. Massoia, Dec. 1958; Jan., Oct. 1959; Jan., May, Sept. 1960. E. Massoia and Fornes, Jan. 1959. (For ecological data see Ringuelet, 1962, Physis, *23,* (64):83—92).

BRAZIL

Río Grande do Sul

8. Porto Alegre, 30° 04' S, 51° 11' W. R. Hensel, before 1867.

URUGUAY

Artigas

9. Colonia Artigas (La Isleta), approximately 30° 45' S, 56° 50' W. Not located, shown on map *fide* Massoia and Fornes (1964, fig. 5).

Cerro Largo

10. Las Marías (Estancia), 32° 22' S, 54° 11' W. 6 km. SE of Melo. J. C. Barlow, Feb. 1963.

Treinta y Tres

11. Tacuarí, mouth at 32° 46' S, 53° 18' W. Collecting station 16 km. SSW. S. Anderson, J. C. Barlow, March 1963; M. O. Tuttle, A. Ximénez, April 1963.

Durazno

12. Cañada del Sauce (Rincón de las Piedras), 32° 44' S, 56° 05' W.

Soriano

13. Soriano, 33° 24' S, 58° 19' W. E. Budin, May 1924.
14. Estancia Arroyo Perdido, Santa Elena (See Mercedes).
14. Mercedes, 33° 16' S, 58° 01' S.
15. Cardona, 33° 53' S, 57° 23' W. Collecting station 3 km. E. M. D. Tuttle, May 1963.

Flores

16. Los Mirasoles, Cerro Colorado, approximately 33° 50' S, 57° 00' W. Shown on map *fide* Massoia and Fornes (1964, fig. 5).
17. Arroyo Grande, 33° 58' S, 57° 05' W. O. V. Aplin, between October 1892 — June 1893.

Colonia

18. Artilleros, 34° 28' S, 57° 33' W.
18. Santa Ana, Arroyo Artilleros (see Artilleros).
18. Santa Elena, Arroyo Artilleros (see Artilleros).
19. Colonia Valdense, La Paz, 34° 21' S, 57° 18' W.

San José

20. Santa Clara (Estancia) (see Chamizo).
20. Chamizo, 34° 10' S, 56° 41' W.
21. San José, 34° 20' S, 56° 42' W. R. Vaz-Ferreira; E. Massoia at Ruta 1, km. 37.5.
22. Arazatí (Puerto), 34° 34' S, 57° 00' W.
23. El Tigre, Delta, 34° 46' S, 56° 33' W.
24. Santa Lucía, right bank, mouth at 34° 48' S, 56° 22' W. A. Langguth, Aug. 1963.

Montevideo

25. Santa Lucía, left bank, mouth 34° 48' S, 56° 21' W. S. Anderson, May 1963; J. C. Barlow, April 1963.
26. Montevideo, 34° 53' S, 56° 11' W. R. Vaz-Ferreira.
26. Parque Lecoq, Montevideo (see Montevideo).

Florida

27. Puntas del Arroyo Maciel (see Puntas de Maciel).
27. Puntas de Maciel, 33° 36' S, 56° 21' W.

Canelones

28. Canelones, 34° 32' S, 56° 17' W. Collected at Instituto Seroterápico. R. Vaz-Ferreira, N. Brun, July 1961.
29. Toledo (Arroyo), near Carrasco, 34° 49' S, 56° 04' W.
30. Tropa Vieja (Arroyo) 34° 47' S, 55° 48' W. Near Atlántida. A. Langguth, Feb. 1963; E. Massoia and A. Fornes.
30. Salinas (Balneario), 34° 47' S, 55° 51' W. Sr. Larrossa, Nov. 1957.
30. Interbalneario, 36 km. E. of Montevideo, 34° 48' S, 55° 51' W. J. C. Barlow, M. D. Tuttle, R. van Gelder, Dec. 1962.
30. Frasquito (Arroyo), 34° 44' S, 55° 57' W. Tributary of lower Arroyo Pando.

Maldonado

31. Maldonado 34° 54' S, 54° 57' W. C. Darwin, June 1833; Vaz-Ferreira.
32. Barra del Arroyo, 34° 54' S, 54° 52' W. 9 km. ENE of Punta del Este.

Rocha

33. Lascano, 33° 40' S, 54° 12' W. Collecting station, 22 km. SE. A. Langguth, M. D. Tuttle, May 1963.
34. Playa Solari, 34° 39' S, 54° 11' W. West of La Palma.

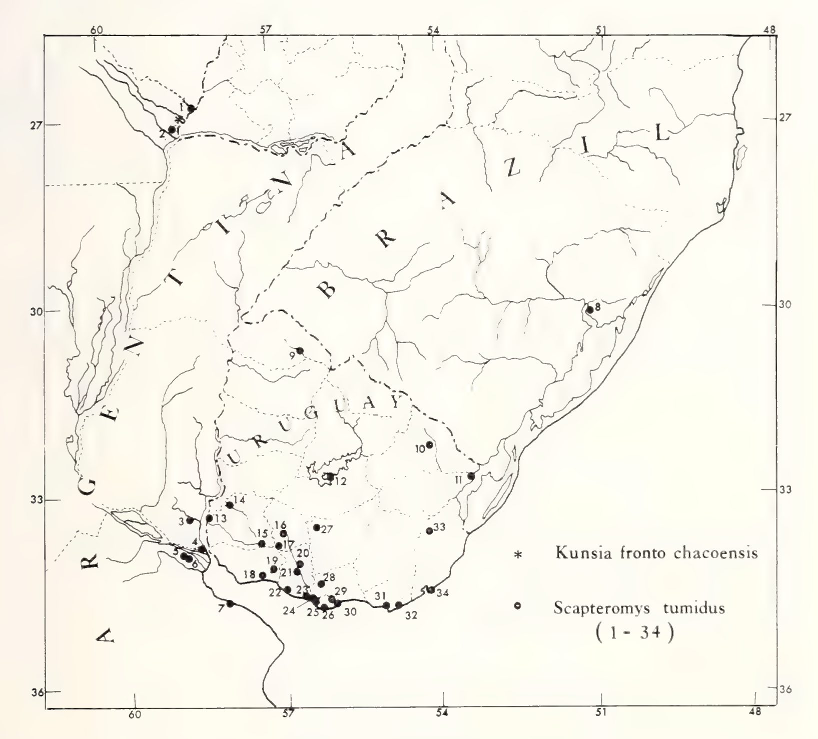


Fig. 7. Map, collecting localities of *Scapteromys tumidus* and *Kunsia fronto chacoensis.* See above for explanations.

Genus *Scapteromys* Waterhouse

Scapteromys Waterhouse, 1837, Proc. Zool. Soc. London, *1837*:20. Gyldenstolpe, 1932, Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., 11, (3):98 – characters; part species, *tumidus aquaticus.* Ellerman, 1943, Families and genera of living rodents, 2:8, 26, 330, 337, 425 – part, characters, classification. Cabrera, 1961, Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", 4, (2):474 – part, classification. Hooper and Musser, 1964,



Plate 5. Scapteromys tumidus Waterhouse, type, reproduced from the original colored plate (about 2/3 natural size).

Misc. Publ. Univ. Michigan Mus. Zool., no. *123*:29, 42, 53 — glans penis; classification.
MASSOIA and FORNES, 1964, Physis, 24, (68):279 — taxonomy; distribution;

Type species. — *Mus (Scapteromys) tumidus* Waterhouse by original designation.

Included species. — *Scapteromys tumidus* Waterhouse.

Distribution

(Map, Figures 1, 7)

Shores of the Río de La Plata in Uruguay and Argentina to the coast of the Bahía de Samborombón, Buenos Aires Province, thence north along the Atlantic coastal swamps, lakes and lagoons of Uruguay into Río Grande do Sul, Brazil on the east, and on the west into the flood plains of the Río Uruguay and the Río Paraná-Paraguay in Uruguay, Argentina and, probably, extreme southwestern Paraguay.

Characters

External. — Size moderate; external form adapted for palustrine and subaquatic life; pelage thick, soft, glossy; upper parts of head and body tawny to olivaceous more or less lined with black, sides of body less black, chest and belly more or less well defined gray washed with buffy to ochraceous sometimes with tawny patches, the dark gray bases of the thick pile not always concealed; lower sides of head like underparts; tail (fig. 2) well developed but not thick, the fine, stiff but not hispid pelage dark brown often becoming buffy to whitish terminally, three hairs to each scale, the scales fine and partially hidden; ventral keel hairs usually long, pencil present and always well defined, length of tail less pencil, approximately 85 % (72 %—99 %) of combined head and body length; ears (fig. 3) comparatively small,

rounded, hairs of inner and outer surfaces like head and nape; forefoot (fig. 4) well developed but not markedly enlarged, vestigial pollex with sharp claw or clawlike nail, digits II–V strong, claws slender, slightly convex inferiorly each nearly as long as corresponding digit, plantar tubercles not notably specialized, digital bristles poorly developed or obsolete; hind foot (fig. 5) strong, elongate, length (with claw), approximately 24 % (21 %–28 %) of combined head and body length, claws slender, not markedly curved inferiorly, each slightly shorter than corresponding digit, narrow bands of interdigital webbing present between first phalanx of three middle digits and along inner border of each outer digit, digital bristles poorly to moderately developed, fifth postdigital plantar pad small or absent.

Cranial (pls. 11, 13–15). — Skull delicate the bones fine without crests or ridges; rostrum slender; nasals rounded distally, tapered proximally, generally to an attenuated point, and extending well behind fronto-maxillary sutures; anterodorsal frontal sinuses well inflated; zygomata strong but not heavy and deflected downward to level of alveoli; zygomatic plate strongly inclined laterally and widely separated from preorbital foramen in front; postorbital process absent; arc formed by fronto-parietal suture less than semicircular; median parietal suture more than one-half as long as median frontal suture; hamular processes of squamosal (temporal) slender and dividing temporal vacuity into conspicuous dorsal and ventral segments; occipital more or less rounded with lateral and median inflations, the median crest undeveloped; mastoidal capsule (petrosal) visibly inflated; mandibular ramus comparatively weak and elongate, height less than one-half greatest length of mandible without incisor; capsular projection at base of coronoid process not forming a tubercular process.

Dental (fig. 6; pls. 17, 19). — Incisors without notable specialization but color of outer surface of lower dilute; occlusal surface of unworn molars slightly terraced; general outline of unworn to moderately worn upper and lower first two molars E-shaped, of lower third molars E- to S-shaped; m^2 longer than wide; lower first molar with 3 roots; upper anterior median fold present and persistent in moderately worn m^1; marginal opening of primary folds of first two upper and lower molars usually persistent in moderately worn teeth; second secondary fold persistent in unworn to slightly worn upper molars, obsolete or absent in lowers; paralophule-mesostyle (= pseudomesoloph) usually discrete and distinguished from paracone by a distinct fold; entolophulid weak and fused with mesolophid; vestigial mesoloph rarely discrete or persistent in m^1 or m^2, mesolophid usually present and well developed in m_{1-2}, absent in m_3, rudimentary ectolophid sometimes present in unworn molars, absent in worn; worn m^3 simple, usually cylindrical with vestige of coalesced second folds and first internal fold persisting as a single enamel island, unworn m^3 with vestigial mesoloph and paralophule often present, first and second primary folds and first secondary folds shallow but well defined and open to the margin, first internal fold large and deep, second internal fold sometimes defined.

Phallic. — Male phallic characters are described elsewhere (p. 131, figs. (10–13).

Scapteromys tumidus Waterhouse
(fig. 8; pl. 5)

Mus tumidus Waterhouse, 1837, Proc. Zool. Soc. London, 1837:15. Waterhouse, 1839, Zool. Voy. "Beagle", p. 57, pl. 18 (animal), pl. 34, fig. 11a (lower molars) — Uruguay: Maldonado.

Mus (Scapteromys) tumidus Waterhouse, 1837, Proc. Zool. Soc. London, 1837:21 — classification; type of *Scapteromys*.

Hesperomys tumidus Hensel, 1873, Abh. Akad. Wiss. Berlin, 1872:46, pl. 3, figs. 20, 30 (molars) — Brazil: Río Grande do Sul (Porto Alegre); 3 juvenals in spirits, Berlin Museum Figueira, 1894, Anal. Mus. Nac. Montevideo, 2:17 (separate) — Uruguay.

H[esperomys (Scapteromys)] tumidus Thomas, 1884, Proc. Zool. Soc. London, 1884:449 — classification.

Hesperomys (Scapteromys) tumidus Ihering, 1892, Mammiferos do Río Grande do Sul, p. 109 — Brazil: Río Grande do Sul.

Scapteromys (Hesperomys) tumidus Aplin, 1894, Proc. Zool. Soc. London, 1894:308 — Uruguay: (Arroyo Grande); type, "an immature and much faded skin", ex THOMAS in litt.

Scapteromys tumidus Trouessart, 1897, Cat. Mamm., p. 534 — classification.

S[capteromys] tumidus Thomas, 1917, Ann. Mag. Nat. Hist., (8), 20:96 — Uruguay: SORIANO; MALDONADO; type skin with imperfect skull.

Scapteromys tumidus Sanborn, 1929, Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., 17:158 — Uruguay: GYLDENSTOLPE, 1932, Küngl. Sv. Vet. Akad. Handl., 11, (3):98, pl. 11, fig. 3 skull), pl. 18, fig 4 (molars) — Uruguay: (Soriano). YEPES, 1938, Rev. Centro Estud., Buenos Aires, 2:16 (separate) — Argentina: Entre Ríos (delta del Paraná). LEGRAND, 1960, Anal. Mus. Hist. Nat., Montevideo, (2) 6, (7):53 — Uruguay: Montevideo (Carrasco); ecology of Carrasco; common name, *rata de bañado.* HOOPER and MUSSER, 1964, Misc. Publ. Univ. Michigan Mus. Zool. no. 123:6, 22, 29, 30, 42, 49 — Uruguay: Canelones; glans penis; classifications.

S[capteromys] tumidus tumidus Massoia and Fornes, 1963, Physis, 24, (67):239 — Uruguay: Artigas; Colonia; Soriano; Flores; Durazno; Florida; Montevideo; Canelones; Maldonado; San José; Rocha.

Scapteromys tumidus tumidus Massoia and Fornes 1964, Physis, 24, (68):285, figs. pp. 282, 283, 285 (skull), fig. p. 288 (animal), fig. p. 293 (hand, foot, bacula) — Uruguay: San José (Chamizo; Pto. de Arazaté; San José; Delta El Tigre); Rocha (Playa Solari); Soriano (Santa Elena); Colonia (Santa Ana; Santa Elena; La Paz); Flores (Cerro Colorado); Durazno (Cañada del Sauce); Florida (Puntas de Maciel); Artigas (Colonia Artigas); Maldonado (Barra del Arroyo Maldonado); Canelones (Tropa Vieja; Arroyo Toledo; Arroyo Salinas; Arroyo Frasquito); Montevideo (Parque Lecoq); characters; comparisons; distribution; taxonomy; habits.



Fig 8. Scapteromys tumidus, from a posed spirit preserved specimen (about 1/3 natural size).

Scapteromys aquaticus Thomas, 1920, Ann. Mag Nat. Hist., (9), 5:477 — Argentina: Buenos Aires (type locality, Isla Ella, delta Río Paraná); Entre Ríos (Los Cisnes, Río Carabelas); type, male, skin and skull, British Museum (Natural History) no 17.6.1.6, collected 15 February, 1917, by R. KEMP, YEPES, 1938, Rev. Centro Estud., Buenos Aires, 2:16 (separate) — Argentina: MASSOIA, 1961, Publ. Mus. Municipal Cienc. Nat. Trad., Mar del Plata, 1, (4):122, figs. 3, 13 (skull), fig. 15 (upper molars) — Argentina: Buenos Aires (Punta Lara, Río de la Plata); measurements; habits. HOOPER and MUSSER, 1964, Misc. Publ. Univ. Michigan Mus. Zool., no. 123:6, 8, 10, 22, 29, 30, 42, 49, fig. 7 a—c (glans penis) — Argentina: Buenos Aires; characters of glans penis.

S[capteromys] tumidus aquaticus Massoia and Fornes, 1963, Physis, 24, (67):239 — Argentina: Chaco (Las Palmas; Riacho Ancho); Entre Ríos (Arroyo Sagastume; Médanos); Buenos Aires (Punta Lara; Zárate; Delta del Paraná).

Scapteromys tumidus aquaticus Massoia and Fornes, 1964, Physis, 24, (68):289, figs. pp. 282, 283, 285 (skulls), fig. 4, lower (animal), fig. 6 (animal, tail, hand, foot, bacula) — Argentina: Buenos Aires (Punta Lara; Zárate; Pasaje Talavera; Paraná Miní; Arroyo Felipe; Isla Ella; Isla Retama; Paraná de Las Palmas); Entre Ríos (Arroyo Sagastume; Médanos); Chaco (Las Palmas); characters; comparisons; distribution; taxonomy; habits.

Scapteromys tomentosus Thomas (not Lichtenstein), 1917, Ann. Mag. Nat. Hist., (8), 20:96 — Argentina: Buenos Aires (Isla Ella, delta del Río Paraná); regarded as a blackish delta representative of *tumidus.* VAZ-FERREIRA, 1960, Arch. Soc. Biol. Montevideo, 24:67 — Uruguay: Soriano; San José; Canelones; Montevideo; Maldonado; in "bañados".

Scapteromys tomentosus Sanborn (not Lichtenstein), 1929, Field Mus. Nat. Hist., Zool. Ser., 17:158 — listed.

Sc[apteromys] tomentosus Yepes (not Lichtenstein), 1935, Rev. Inst. Bacteriol. Buenos Aires, 7 (2):234 — Argentina: Entre Ríos.

Type. — Female, skin and skull, British Museum (Natural History) no. 55.12.24.18; collected June 1833 by CHARLES DARWIN.

Type locality. — Maldonado, southeastern corner of Uruguay.
Distribution. — As for the genus.
Characters. — Those of the genus.
Measurements. — See Table 4, page 108.

Taxonomy

Scapteromys aquaticus Thomas from Isla Ella is based on one of 15 specimens collected in the Delta del Paraná by ROBIN KEMP in 1917. The series was first misidentified by THOMAS (1917:96) as *Scapteromys tomentosus* Lichtenstein with the observation that it differed only in tone of color from the type of *S. tumidus* and a referred specimen from Soriano. Later, when THOMAS (1920:477) proposed the name *Scapteromys aquaticus* for the Delta specimens, he compared them only with the published description of *tomentosus*. With five of the original Isla Ella series of *aquaticus* and three Soriano, Uruguay specimens identified by THOMAS as *tumidus* before me, I cannot detect any basis for distinguishing *aquaticus* as more than a very slightly differentiated population of *tumidus*.

MASSOIA and FORNES (1964:282) compared 103 Uruguayan with 156 Argentine representatives of *Scapteromys* and found no significant differences between them or their habitats. Nevertheless, swamp rats of the north bank of the Paraná in Uruguay were nominally distinguished as *S. t. tumidus* Waterhouse, and those of the south bank, in Argentina, as *S. t. aquaticus*. MASSOIA and FORNES separated the first from the second by smaller size, less weight, darker color, U- or V- rather than W-shaped fronto-parietal suture and wider mesopterygoid fossa. The smaller size of Argentine populations is not evident in our material and the darker color appears to be clinal with the darkest population from Punta Lara, Buenos Aires, at the southeastern extreme of the range. Sutural outlines and width of mesopterygoid fossa are individual variables (cf. p. 105, beyond). Measurements in millimeters of overall size of animal and width of mesopterygoid fossa given by MASSOIA and FORNES (1964:286, 290) for *tumidus* and *aquaticus* are compared in Table 1 for each sex with means followed by extremes in parentheses, and number of specimens.

Table 1

Measurements of "*S. t. tumidus*" and "*S. t. aquaticus*" from MASSOIA and FORNES (1964:286, 290).

Specimens of *tumidus* from 6 localities in the departments of San José, Montevideo and Canelones, Uruguay; *aquaticus* from Punta Lara, Buenos Aires, Argentina.

Character	Males Means, extremes, no. of specimens	Females Means, extremes, no. of specimens
Greatest length		
tumidus	323.0(300—353)16	316.0(300—336)9
aquaticus	323.7(310—340)36	314.1(290—340)26
Head and body		
tumidus	173.0(152—188)16	175.2(160—185)9
aquaticus	180.7(160—198)36	170.0(152—190)26
Skull length		
tumidus	40.1(39.3—42.9)15	40.7(39.5—42.3)9
aquaticus	40.1(39.0—41.1)21	39.2(38.0—40.7)21
Mesopterygoid fossa, width		
tumidus	2.1(1.7—2.5)16	2.0(1.8—2.2)11
aquaticus	2.2(1.8—2.5)31	2.2(1.8—2.5)24

Variation

Size. — There is no significant geographic variation in size. However, local populations or pockets of swamp rats sometimes differ markedly from each other in mean size or proportions of parts. Table 2 shows variation in relative length of tail and hind foot in adults and juvenals of some local populations of *Scapteromys tumidus.* Size of hind foot seems to be more stable than tail length but one point in relative hind foot length is equivalent to approximately four points in relative tail length. In either character, individual variation is greater than the mean differences between populations. Differences between the sexes are not apparent and their measurements may be combined for greater accuracy. As in virtually all mammals, hind foot length

Table 2

Variation in relative length of tail and hind foot in several populations of *Scapteromys tumidus*

The means are followed by the extremes, in parentheses, and the total number of samples; see table 4 for actual measurements.

Locality	Tail / Head and Body	Hind Foot / Head and Body
ARGENTINA		
Punta Lara, Buenos Aires	86(81—95)5 ♂♂ ♀♀	23(22—25)5 ♂♂ ♀♀
Delta Paraná, Buenos Aires	86(82—92)8 ♂♂ ♀♀	24(23—26)7 ♂♂ ♀♀
URUGUAY		
Cardona, Soriano	89(76—99)13 ♂♂	24(21—28)13 ♂♂
	90(83—97)12 ♀♀	24(22—26)12 ♀♀
	93(89—97)7 Juv.	28(24—31)7 Juv.
Interbalneario, Canelones	81(75—87)4 ♂♂	23(24—26)4 ♂♂
	81(74—91)9 ♀♀	23(21—27)8 ♀♀
	88(83—99)5 Juv.	29(27—31)5 Juv.
Barra del Arroyo, Canelones	79(72—89)7 ♂♂	24(21—26)7 ♂♂
	80(78—82)5 ♀♀	24(23—25)5 ♀♀
Río Tacuari, Treinta y Tres	90(84—96)8 ♂♂	22(20—24)8 ♂♂
	90(75—97)9 ♀♀	24(21—26)9 ♀♀
Santa Lucía, Montevideo	87(80—99)5 ♂♂ ♀♀	25(22—28)5 ♂♂ ♀♀

of juvenals is relatively greater than in adults. Tail is also relatively longer in juvenals than in adults of species where the ratio of tail length to combined head and body length is less than 100:100.

Color. Color differences between populations are slight and fully intergrading. Younger individuals are generally darker than older ones. The trend from coast inland or, roughly from south to north, is toward increase in intensity of ochraceous suffusion on underparts with its corresponding reflection on sides of body. Underparts in darkest series from Punta Lara, Buenos Aires, at southern extreme of the range, are dominantly gray and sharply defined from sides, upper parts heavily overlaid with blackish. Delta material (including 5 topotypes of *aquaticus)* is slightly paler throughout with more buff or ochraceous on underparts; chin to chest and undersurface of arms in one specimen of the original series of *aquaticus* are tawny, the belly with some irregular tawny streaks and flecks; chin to belly in a second topotype sparsely streaked and flecked with tawny. Specimens from coastal localities in departments of San José, Montevideo and Canelones are slightly more uniformly pale on under-

parts, more buffy on sides. Maldonado populations are similar. Northward, in Rochas, Treinta y Tres, Cerro Largo and Soriano, underparts are dominantly ochraceous buff and least defined from sides. Underparts of a lone specimen from Río Bermejo, Argentina, at northwestern extreme of range are creamy buff and sharply defined from pale brown of sides and upper parts which appear to be discolored from liquid preservative. Tail varies individually. It is uniformly dark brown or with keel and pencil variably mixed with gray to ochraceous the paler hairs usually concentrated on proximal portion; sometimes entire ventral surface is gray, ochraceous or tawny. Upper surface of hind feet are thinly covered with gray or pale brown hairs or mixture of both; digital bristles silvery. Ears are colored like dorsal surface.

Cranial and dental. — Geographic and local variation is not evident. Individual variation among adults is partly reflected in cranial measurements (Table 4) and proportions. The usual variables in suture outline, position and number of most foramina, degree of convexity of dorsal cranial plane, etc. are as much individual as ontogenetic. Mean width of mesopterygoid fossa regarded as a subspecific character by Massoia and Fornes varies the same in both sexes and all localities in our material. Juvenals are distinguished primarily by the proportionately larger braincase and wider supraorbital region, shorter muzzle, finer incisors but disproportionately larger and unworn molars. In three of four fully adults from Punta Lara, Buenos Aires, received in exchange from the Museo de La Plata, the molars are degenerate or lost, their alveoli distorted from diseases. The condition is characteristic of cage reared animals but the skin tag data indicate that the three animals were wild caught September 1960, July 1961, May 1962, respectively, by E. MASSOIA. Altogether, 120 Punta Lara specimens were examined by MASSOIA and FORNES (1964:289) but dental abnormalities are not mentioned.

Sexual. — The sexes are indistinguishable except by the usual organic differences.

Phallic. — See p. 131 for description of male phallic characters.

Habits and Habitat

"This rat was caught in so wet a place among the flags bordering a lake, that it certainly must be partly aquatic in its habits", wrote CHARLES DARWIN (in WATERHOUSE, 1839:58) of the type specimen collected near Maldonado. *Scapteromys tumidus* is indeed the *rata de bañado,* or swamp rat of Uruguay and northeastern Argentina.

The islands of the Paraná Delta in Buenos Aires, Argentina, where the original series of *Scapteromys aquaticus* was obtained, are described by the collector, ROBIN KEMP (in THOMAS, 1917:95) as "remarkable for the fact that they are more less completely flooded when a south-east wind banks up the waters of the La Plata Estuary, and Mr. KEMP records that he has had to wade through the rising waters to retrieve his traps, and that then, the water having fallen and the traps been re-set, he has again caught numbers of specimens. This shows, of course, that all the local species have learnt to take refuge in trees, unless they are themselves absolutely aquatic. That such animals are *Oryzomys, Oxymycterus, Akodon* and the new genus *Deltamys,* all normally terrestrial, should thus have become arboreal on occasion, is a remarkable case of adaptation to local conditions." Mr. KEMP has noted on the labels of his specimens of *Scapteromys* that they were collected in orchards bordering ponds and in "osier beds" and "withy beds".

According to the Argentine mammalogist ELIO MASSOIA (1961:124) the swamp rats of Punta Lara, Río del Paraná, below Buenos Aires, live only in flood plains thickly covered with sedge particularly the cutting sedge *(Cortaderia)* and false cutting grass *(Scirpus giganteus).* MASSOIA notes that *Scapteromys* is nocturnal and

crepuscular and is a good swimmer. Stomachs he examined contained segments of earthworms and insect larvae. The stomach of one preserved specimen at hand, (AMNH 206211) from east of Arroyo Pando, Canelones, Uruguay, examined for insects by my colleague, Dr. RUPERT WENZEL, contained a pulpy mass of plant tissue, a fly wing and a fly pupa.

In their definitive monograph of *Scapteromys*, MASSOIA and FORNES (1964:293-295) give a more detailed account of the habits of swamp rats observed in Punta Lara and the Delta region in Buenos Aires Province, Argentina. The following is a free translation from the Spanish of their observations.

"The swamp rat is omnivorous but *rutilans* prefers earthworms. Presumably this puts it into competition with sympatric *Oxymycterus rutilans*. Both species search out and devour earthworms in much the same way. *Scapteromys* detects its prey by smell then traps it by rooting and digging. Once the earthworm is exposed, the rat seizes and immobilizes it by gashing the whole length of the worm's body with its incisors. The worm is then bitten into segments each of which is grasped by the rat, chewed thoroughly and noisily and quickly swallowed.

"The fossorial proclivities of *Scapteromys* may have been exaggerated by previous observers. Although its claws are long and stout we believe they are primarily adapted for securing food. We have never seen wild or captive *Scapteromys* excavating galleries. They may dig small holes for nesting under the vegetation but one lactating female we found was nesting on the ground hidden only by a thick cover of vegetation.

"The sounds made by an excited swamp rat are quite different from those uttered by *Rattus*. Suckling young emit a very high pitched 'chi-chi' or 'chio-chio'. The adult vocalization is pitched lower. Two adult captives uttered a slow 'ro-ro-ro' which was not unlike the call of the wren known locally as *ratona* or *tacuarita (Troglodytes musculus)*. This sound, however, becomes a shrill 'crec-crec' when the rat is excited or harrassed and it may rise to a higher and sustained 'cree . . . ec' if the animal should be cornered and in pain."

"The swamp rat is a good climber. Its scansorial ability combined with natatorial skill permit *Scapteromys* to live on flood plains where tall plants provide a haven from floods. The long claws and flexible tail are particularly useful in climbing. A captive was observed to leap up and hook its claws into the mesh of the walls of its cage in the same fashion as the small long tailed scansorial *Oryzomys flavescens* and *O. delticola*. *Scapteromys* is a nimble runner. It is semi-plantigrade like *Akodon azarae* [= *A. agreste* Brants, 1827, Het Geschl. Muiz, p. 184] and more quadrupedal than *Calomys*. The latter frequently jumps or runs on its hind legs only and often stands erect on the tips of its hind toes. *Scapteromys*, on the other hand, keeps tail and hind legs on the ground even when grooming or feeding.

"*Scapteromys* dives readily and swims easily and swiftly. In swimming, only its head and anterior portion of the back are exposed as in other aquatic rodents such as *Holochilus* ('rata nutria') and *Myocastor* ('quiya' or 'nutria'). The rat propels itself by horizontal undulations of the tail, rowing movements of the hind feet and short paddling motions of the fore feet. The fur remains nearly completely dry during immersion. Evidently, the pelage is annointed with a waterproofing substance secreted by the skin. In contrast, we have never seen *Oxymycterus* take to water unless driven to it in self defense and its pelage, once immersed, becomes completely soaked. The swamp rat is an attractive animal in captivity. It seems to tame easily but remains shy. It does not hesitate to bite when seized and is cannibalistic, at least in captivity.

"*Scapteromys* has a highly developed sense of hearing and can perceive sounds of extremely high wave lengths. It is easily startled and seeks safety by plunging into the nearest body of water. Its vision is good but we were never able to shine its eyes even with a 500 watt lamp."

Massoia and Fornes found *Scapteromys tumidus* sharing habitats with the cricetine *Akodon agrestes (= azarae), Calomys laucha, Oxymycterus rutilans, Holochilus brasiliensis, Oryzomys delticola, Oryzomys flavescens* and *Akodon kempi*.

Reproduction

Breeding data for *Scapteromys tumidus* recorded on the individual skin tags of specimens collected from December 1962 through May 1963, by the American Museum of Natural History zoological expedition in Uruguay, are summarized in Table 3, below.

Table 3

Scapteromys tumidus, **breeding data**

Month	Locality	Total specimens	♂♂ Juv.	Adult testes length in mm.	♀♀ Juv.	Number of embryos 0	1	2	3	4
December	36 km. E. Montevideo	5♂♂, 14♀♀	1	11, 14, 18	5	1[1]			1	4
February	Melo	2♂♂	0	12, 14	0					
	Tropa Vieja	1♀	0	—	0	1				
March	Río Tacuari	1♂, 1♀	0	13	0	1				
April	Río Tacuari	8♂♂, 10♀♀	0	11, 14, 14, 14, 15	0	3				
	Sta. Lucia	1♂♂, 4♀♀	0	13	1	3				
May	Sta. Lucia	1♂, 1♀	0	10, 5	0					
	Barra del Arroyo	7♂♂, 9♀♀	0	10, 10, 12, 15	3	1				
	Cardona	20♂♂, 18♀♀	3	(8–16 mm.) 13 specimens	4	11		1	1	

[1] Vertical column shows the number of females for each number of embryos listed in the horizontal column above.

The meager data shows breeding high in December during the early summer rainy season, followed by a decline with a low in April and May. Two to four young may be produced in a litter. Massoia and Fornes (1964:264) made similar findings. They noted gravid females in January and November but none with full term fetuses. In late January they found one suckling young about a week old with eyes still closed, and a female with two well developed fetuses which would have come to term in February. Information for other months of the year is not given. The authors add that the number of fetuses per female varies from two to four.

Present data indicates that the reproductive cycle in *Scapteromys* agrees with that of other southern hemisphere cricetines, e. g., *Phyllotis* sp. (cf. Hershkovitz, 1962: 278, 449). Judged by the number of fetuses, the number of litter young in *Scapteromys* is low for cricetines in general.

Specimens examined

Total: 116. Argentina: Buenos Aires: Isla Ella, 5 (BM, 4; CNHM, 1); Punta Lara, 5 (BM, 1; CNHM, 4); Chaco: Río Bermejo, 1 (USNM); Entre Ríos: Los Cisnes, 2 (BM); Uruguay: Canelones: Arroyo Tropa Vieja, 36 km. E. of Montevideo, 1 (AMNH); Balneario, Salinas, 1 (CNHM); Canelones, 1 (CNHM); Interbalneario, 36 km. E. of Montevideo, 18 (AMNH); Cerro Largo: Estancia Las Marías, 2 (AMNH); Maldonado: Barra del Arroyo, 14 (AMNH); Montevideo: Bañados de Carrasco, 1 (CNHM); Montevideo, 1 (BM); Río Santa Lucía, 1 km. S. E. of Santiago Vasquez, 7 (AMNH); Rocha: Lascano, 22 km. S. E., 2 (AMNH); San José: Río Santa Lucía, 2 (CNHM); Soriano: Cardona, 3 km. E., 32 (AMNH); Soriano, 3 (BM); Treinta y Tres: Río Tacuari, Boca, 16 km. S. S. W., 18 (AMNH).

Table 4

Scapteromys tumidus **Waterhouse, measurements in millimeters**

Locality	Head and Body	Tail	Hind Foot[1]	Ear	Weight	Skull Greatest Length	Condylo-basal Length	Zygomatic Breadth
URUGUAY								
Canelones								
36 km. E. Montevideo	173(145–194)13	139(123–155)13	36(33–39)13 / 40(38–42)13	24(22–28)13	128(72–175)13	39.3(35.7–41.7)11	37.1(33.7–39.5)11	19.4(17.7–20.6)13
Canelones	180	165	37 / 38	25		42.3	40.0	21.1
Maldonado								
Barra d. Arroyo	174(150–197)12	139(121–150)12	37(35–40)12 / 41(38–43)12	25(20–29)12	142(93–165)12	39.6(35.8–41.4)11	37.6(33.8–39.5)11	19.9(18.2–21.0)11
Montevideo								
Río Santa Lucía	166(143–185)6	141(132–154)5	36(34–37)6 / 40(38–41)6	25(23–28)6	133(90–168)6	39.1(37.0–41.5)5	37.2(34.5–39.3)5	19.6(18.3–21.2)5
Montevideo	170	140	—	24	—	40.1	38.6	19.7
Rocha								
Lascano	157,199	151, 158	35, 38 / 39, 43	23, 26	132, 195	–, 43.8	–, 42.1	19.6, 21.1
San José								
R. Santa Lucía	167,171	143, 139	36, 36 / 40, 40	22, 22	115, 110	39.2, –	37.3, –	18.8, 20.3
Soriano								
Cardona ♂♂	165(107–188)14	148(99–168)14	36(28–39)14 / 40(31–42)14	24(19–26)14	—	38.9(35.2–41.4)10	37.2(33.4–39.5)10	19.7(17.7–20.9)12
Cardona ♀♀	164(137–188)12	148(128–157)12	36(35–37)12 / 40(38–41)12	24(22–27)12	—	39.0(35.2–41.0)11	37.2(33.5–40.0)11	19.5(17.8–21.3)13
Treinta y Tres								
Rio Tacuarí	172(152–191)17	153(134–164)17	36(35–39)17 / 40(38–42)17	24(21–28)16	124(86–159)18	39.9(38.6–41.2)8	37.9(36.7–39.3)8	19.6(18.3–21.1)12
ARGENTINA								
Buenos Aires								
Isla Ella[2]	168	154	36 / —	22.5	—	39	37	19
Isla Ella	155, 158, 163	127, 146, 139	35, 34, 36[3] / 38, 38, 39	21, 22, 23	—	38.3, 38.3, 39.2	36.3, 36.5, 37.6	–, 19.2, 18.9
Punta Lara	165, 173, 185	146, 144, 150	35, 35, 36[3] / 39, 38, 40	23, 22, 24	—	39.7, 40.3, 40.4	38.5, 38.3, 39.3	18.9, 19.6, 20.9
Entre Ríos								
Los Cisnes	151, 150	124, 125	33, 36[3] / 36, 38	21, 20	—		35.1, 36.6	18.4, 18.6

Locality	Interorbital Constriction	Braincase width	Nasals	Incisive Foramina	Diastema	Zygomatic Plate	Alveolar length of molar row	m^1-width
URUGUAY								
Canelones								
36 km. E. Montevideo	5.7(5.4–5.9)13	15.9(15.4–16.4)11	15.4(13.4–16.9)13	8.9(7.9–9.4)13	9.7(8.0–10.8)13	3.7(3.1–4.2)13	7.1(6.7–7.4)13	2.3(1.9–2.3)13
Canelones	5.8	16.7	17.8	9.6	10.6	4.0	7.2	2.0
Maldonado								
Barra d. Arroyo	5.7(5.4–6.1)13	16.0(16.4–16.5)11	15.3(13.7–16.1)13	8.7(7.4–9.6)13	9.8(8.4–10.6)13	4.0(3.1–4.4)13	7.0(6.5–7.6)13	2.2(2.2–2.3)10
Montevideo								
Río Santa Lucía	5.7(5.4–6.0)6	16.2(15.9–16.7)5	15.7(14.6–17.1)6	8.6(8.1–9.0)6	9.7(8.5–10.8)6	3.8(3.5–4.0)6	7.0(6.8–7.4)6	2.1(1.9–2.2)6
Montevideo	5.7	16.4	16,0	8.7	10.2	3.9	7.4	2.1
Rocha								
Lascano	5.8, 5.9	–, 16.4	15.7 17.5	8.9, 9.9	9.9, 11.1	3.4 4.4	6.9, 7.7	2.1, 2.2
San José								
R. Santa Lucía	5.9, 5.6	16.5, 16.1	16.5, 14.7	8.4, 8.3	10.1, 10.8	4.0, 3.9	6.8, 7.0	2.3, 2.3
Soriano								
Cardona ♂♂	5.7(5.5–6.1)16	16.5(15.7–17.4)12	15.4(13.7–16.8)13	8.9(7.5–9.7)16	9.6(8.3–10.9)16	3.8(3.3–4.3)16	7.1(6.8–7.7)16	2.1(1.9–2.3)14
Cardona ♀♀	5.7(5.4–6.1)13	16.3(15.6–16.7)11	15.6(13.6–17.1)13	9.0(8.0–10.0)13	9.8(8.3–11.3)13	3.8(3.5–4.2)13	7.0(6.7–7.5)13	2.2(2.1–2.4)12
Treinta y Tres								
Rio Tacuarí	5.7(5.3–6.0)16	16.1(15.4–16.6)9	15.9(14.5–16.7)15	8.8(8.1–9.4)15	9.7(9.1–10.6)15	3.8(3.4–4.2)16	7.2(6.7–7.8)17	2.0(1.8–2.2)15
ARGENTINA								
Buenos Aires								
Isla Ella[1]	6	16	15	8	—	3.7	6.4[4]	—
Isla Ella	6.0, 6.0, 6.1	15.6, 15.5, 16.3	15.1, 14.6, 15.0	8.0, 8.1, 8.5	9.9, 10.2, 10.3	3.5, 3.4, 3.6	6.8, 6.6, 6.6	2.1, 2.2, 2.2
Punta Lara	5.9, 6.1, 6.0	15.9, 16.3, 16.8	15.7, 15.6, 16.2	8.8, 8.4, 9.3	10.0, 9.6, 10.3	3.6, 4.0, 4.1		2.1, –, 2.3
Entre Ríos								
Los Cisnes	5.9, 5.8	15.3, 16,1	14.1, 14.2	7.6, 8.2	9.0, 10.1	3.6, 3.4	6.9, 6.1	2.1, 1.9

[1] Without claw/with claw. — [2] Type of *aquaticus* Thomas from original description. — [3] Measured on dry skin. — [4] Crown length.

Table 5

Kunsia, measurements of the species, in millimeters

Locality	Head and Body	Tail	Hind foot[1]	Ear	Skull Greatest length	Condylo-basal length	Zygomatic breadth	Interorbital Constriction
tomentosus								
BRAZIL								
Rio Uruguay[2]	287, 270	157, 150+	52[3], 41/45	33,—	—	—	—	
Lagôa Santa[4]	—	—	—	—	—	—	—	8.0, 8.25
Campos Novos[6]	267	160	—	—	55	—	—	
Chapada[7]	—	—	—	—	—	ca. 40.4	24,5	8.4
BOLIVIA								
San Joaquín	252, 260	150, 140	40[8]/46, 43[8]/49	32,31	52.5, 52.2	52.2, 51.7	ca. 31.4, 29.4	9.0, 9.2
chacoensis								
ARGENTINA								
Río de Oro[9]	225	110	38/43[8]	—	—	—	24.1	6.7
BRAZIL								
Lagôa Santa[10]	—	—	—	—	—	—	—	7.0

[1] Hind foot measurements given are without claw / with claw. — [2] Type of skin and skull of *tomentosus* Lichtenstein; first set of external measurements from original description with old German inches converted to millimeters, second set from dry skin; cranial measurements from fragmented skull. — [3] Evidently incorrect. — [4] Type skull of *principalis* Lund ex Winge (1888, E. Mus. Lundii, 1 [3]:42, pl. 3, fig. 2 [skull]); followed by measurements of a juvenile cotype with m^3 eruptive. — [5] Measurement from original figure of type skull. —

Locality	Braincase Width	Nasals	Incisive foramina	Diastema	Zygomatic Plate	Alveolar length of molar row	m^1-width
tomentosus							
BRAZIL							
Rio Uruguay[2]	19.3	—	—	—		10.5	3.4
Lagôa Santa[4]			12.3, 9.5	14.0, 11.7	$6.4^5 \times 10.3$, — $\times$ 8.0	11.3, 10.0	
Campos Novos[6]							
Chapada[7]	—	13.7	9.1	9.9	4.8 $\times$ —	10.3	3.4
BOLIVIA							
San Joaquín	19.7, 19.0	21.1, 19.2	11.6, 11.2	15.1, 14.7	6.9×10.3, 7.2×11.6	9.7, 10.3	3.5, 3.5
chacoensis							
ARGENTINA							
Río de Oro[9]	—	17.0	10.8	12.0	5.3 $\times$ —	8.2	2.7
BRAZIL							
Lagôa Santa[10]	—	—	9.5	11.0	$4.9^5 \times 7.3$	8.0	—

[6] Type of *gnambiquarae* Miranda Ribeiro, from original description. — [7] Juvenal, coptype of *gnambiquarae*, skull only (B. M. 21.6.3.1.) figured infra pls. 10, 12—15. — [8] Measured on dry skin. — [9] Type of *chacoensis* Gyldenstolpe; external measurements from dry skin. — [10] Type of *fronto* Winge from original description and figure of skull.

Genus Kunsia (nov.)[5]

Scapteromys, Gyldenstolpe (part, not Waterhouse), 1932, Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., 11, (3):98 – part species, *tomentosus* Lichtenstein, *chacoensis* Gyldenstolpe, *gnambiquarae* Miranda Ribeiro. Ellerman, 1943, Families and genera of living rodents, 2:425–426 – part, *tomentosus, chacoensis, gnambiquarae.* Cabrera, 1961, Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", 4, (2):474 – part, classification.

Type species. – *Mus tomentosus* Lichtenstein.

Included species. – *Kunsia tomentosus* Lichtenstein, *fronto* Winge.

Distribution

(Map, figure 1)

Mixed savanna-forest regions of the highlands or planaltos of Brazil from Minas Gerais west through Mato Grosso and possibly Rondonia, into the uplands of Beni, Bolivia, southward through the Río Paraguay—Uruguay—Paraná basin to northern Argentina; altitudinal range between sea level and 1000 meters above.

Characters

External. – Size large to largest of living cricetines; external form adapted for fossorial and palustrine life; tail (fig. 2) short, fore and hind feet (figs. 4, 5) large, powerful and provided with extremely long claws with those of forefeet longer; pelage coarse, thick on upper parts, comparatively thin on underparts; upper parts and sides of head and body dark brown coarsely mixed with grayish, buffy, orange or tawny; underparts more or less defined from sides, dark hairs with grayish to buffy subterminal bands; tail thick proximally, tapering strongly distally, uniformly dark brown or blackish, the hairs hispid and fairly long proximally, becoming gradually shorter or vestigial terminally, three to six hairs to each scale, scales large and exposed throughout, keel hairs and pencil absent; length of tail from less than one-half to two thirds of head and body combined; ears (fig. 3) small, rounded, moderately well haired inside and out; forefoot stout, vestigial pollex with thickened nail-like claw, digits II-V short, claws well curved with each longer than corresponding digit; plantar tubercles enlarged, digital bristles sparse and poorly developed; hind foot stout and broad, length, dry (with claw) between 16%—20% of head and body combined, claws stout, of middle digits moderately curved inferiorly and nearly as long as corresponding digits; interdigital webbing poorly developed between middle digits, absent on outer, digital bristles moderately developed, plantar pads enlarged with fifth postdigital pad present.

Cranial (pls. 6, 8—15). — Skull robust, the bones moderately thick to heavy with occipital, temporal and superior masseteric ridges well developed; rostrum heavy and comparatively short; nasals scalloped distally and moderately tapered proximally the ends forming an obtuse angle or truncate with a fine median spine extending slightly behind plane of fronto-maxillary suture; frontal sinuses not visibly inflated; zygomata heavy and well raised above alveolar level of molars; zygomatic plate nearly perpendicular, its anterior border closely approximated to preorbital foramen in front (pl. 3); rudimentary post-orbital process present; arc formed by fronto-parietal suture semicircular or greater; median parietal suture usually less than

[5] Named in honor of Dr. Merle L. Kuns, of the Middle American Research Unit, National Institutes of Health, investigating hemorrhagic fever in Bolivia. Dr. Kuns was particularly concerned with rodent reservoirs of the disease and was responsible for the collection of mammals which included first known Bolivian representatives of the remarkable genus now bearing his name.

one-half as long as median frontal suture; hamular process of squamosal (temporal) short, broad, completely overlapping dorsal segment of temporal vacuity and much of ventral segment; supraoccipital usually concave dorso laterally not inflated medially and characterized by a broad sagittal crest; mastoidal capsule (periotic) not visibly inflated; mandibular ramus strong, broad and at least one-half as high as greatest length of mandible without incisor; capsular projection forming a prominent tubercular process midway between coronoid and condylar processes.

Dental (fig. 6; pls. 16, 18). – Incisors moderately heavy, color of upper and lower normally orange; occlusal surface of slightly worn molars plane (slightly terraced in molars of suckling young), general outline of worn $^{1-2}$ E-shaped, of m_{2-3} E- or S-shaped; m^2 about as wide as long; lower first molar with 4 roots; mesoloph absent in available specimen of *Kunsia tomentosus* with unworn molars and vestigial but clearly defined in *K. fronto;* mesolophid absent; anterior median fold absent (vestigial in newly erupted first molars); first upper primary fold of m^{2-3} reduced and isolated in worn molars, second upper primary fold of moderately worn molars with persistent though constricted marginal opening; first primary fold of m_{1-2} with constricted opening to margin except in greatly worn molars, lower second primary isolated in moderately worn first and second molars, obsolete in third and erased in greatly worn molars; second secondary fold absent (isolated vestige present in newly erupted molars); paralophule and entolophulid if present, poorly developed and coalesced with mesostyle or mesostylid respectively.

Comparisons

Characters distinguishing *Kunsia* from *Scapteromys* are included in the Key to the genera, the description of each genus and the discussion on adaptive radiation in scapteromyines (p. 87) and relationships (p. 96). Intraspecific comparisons are made in the species accounts.

Key to the Species of *Kunsia*

Size large, head and body length more than 240 mm., tail more than half as long with six or more hairs per scale; rhinarium rimmed with whitish, underparts little or not at all defined from sides; alveolar length of molar row more than 9 mm., width of m^1 more than 3 mm . . . . *tomentosus* (p. 117)

Size smaller, head and body length less than 240, tail half as long or less with three hairs per scale; rhinarium bordered with brown; underparts moderately well defined from sides; alveolar length of molar row less than 9 mm., width of m^1 less than 3 mm . . . . *fronto* (p. 113)

Kunsia fronto Winge

(Synonymies under the subspecies headings)

Distribution
(Map, Figures 1, 7)

Known only from the planalto do Brazil in Minas Gerais as fossil and from Río de Oro, Chaco, Argentina as living. The species probably is still extant in the Río Paraná basin from the Brazilian highlands to the Argentine Chaco.

Characters

Size as in *Rattus rattus* but tail proportionately short; form adapted for fossorial and aquatic life; pelage coarse but not harsh, tawny mixed with dark brown on upper parts, the cover hairs slaty basally, annulated buffy subterminally, the tips blackish; ears (fig. 3), muzzle and upper parts of fore and hind feet (figs. 4, 5) brown with a light buffy mixture; underparts whitish or pale gray lightly washed with buffy or yellowish, the dark basal portions of the hairs showing through; tail (fig. 2) about one half or less combined head and body length, hairs hispid, brown above, paler beneath and shorter distally than proximally, three hairs to each scale, keel hairs and pencil absent, scales moderately enlarged and showing through; hind foot stout and moderately elongate; skull moderately heavy, temporal (occipital?) and superior masseteric ridges present (pls. 6, 10, 12, 14, 15); proximal ends of nasals extending behind plane of fronto-maxillary suture to form an obtuse triangle; other cranial characters and dentition as described for the genus.

Comparisons

Kunsia fronto is intermediate in size between its congener *K. tomentosus* and *Scapteromys tumidus* but, presumably, without overlap in most measurements with adults

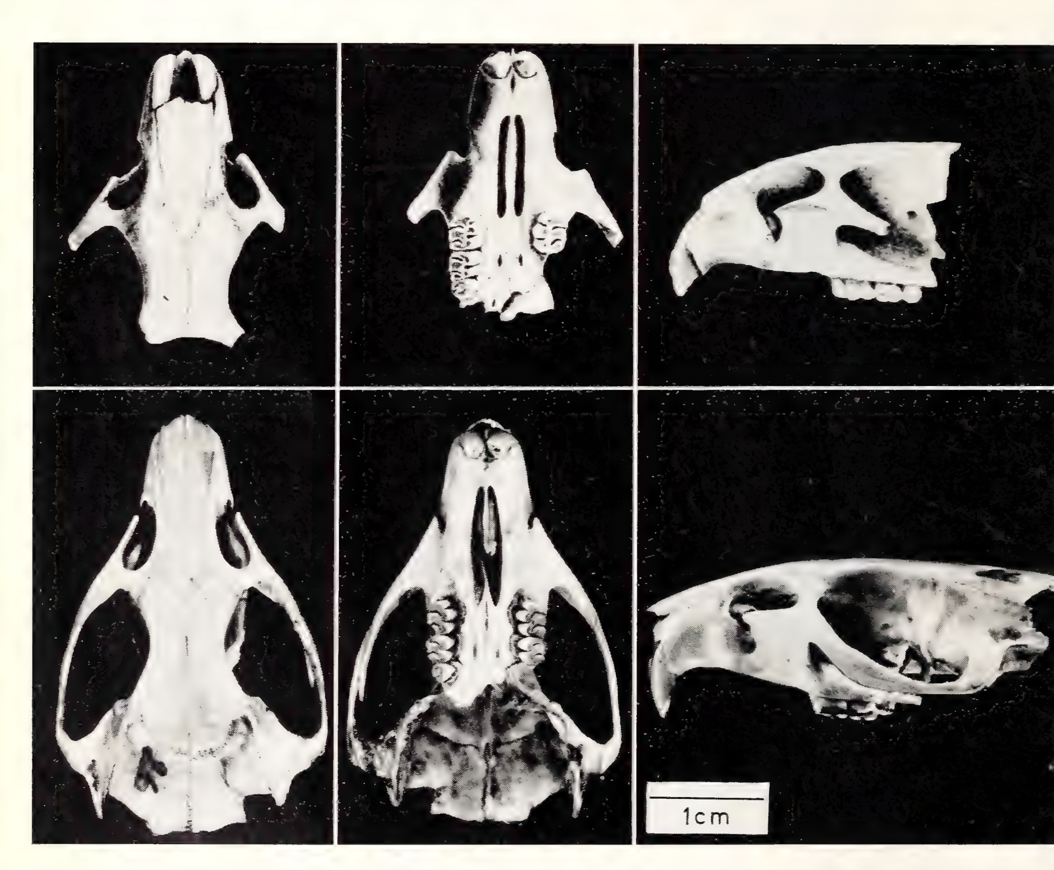


Plate 6. Skulls of *Kunsia fronto:* Upper row, *Kunsia fronto fronto* Winge, type, reproduced from the original figure. Lower row, *Kunsia fronto chacoensis* Gyldenstolpe, type.

of either species. In color pattern, *chacoensis* resembles *tumidus* but the character of the pelage is as in *tomentosus;* hind foot proportions, pelage length and scutelation of tail and size of molars are also intermediate but structurally most of these characters are more nearly as in *tomentosus.* In general, *fronto* appears to be a model from which the larger more stoutly built and more highly specialized *tomentosus* can be derived.

Relationships

WINGE's *fronto* is a small, primitive species of *Kunsia* and not a large, highly specialized species of *Scapteromys.* The characters of *fronto* which appear to be intermediate between those of the larger *Kunsia tomentosus* and the smaller *Scapteromys tumidus* are related to the first phyletically and only metrically to the second. In those characters where allometric growth alone results in seemingly important differences in size and proportions between large and small individuals of the same or related species, the intermediate sized *fronto* is not intermediate in grade of development or juvenal-like in appearance as compared with *tumidus* and *tomentosus* respectively. It is, rather, surprisingly similar to the larger *tomentosus.* In fact, *fronto,* judged by two fragmented skulls, has attained nearly or quite the same grade of evolution in the flare of the zygomatic arches, specialization of the zygomatic plate, broadening and shortening of the nasals behind, enlargement of the vertical portion of the mandibular ramus, thickening of incisors, specialization of molars and all other characters mentioned in the description of the genus (pls. 6, 10, 12, 14, 15).

Kunsia fronto stands near, perhaps directly on the line leading to *tomentosus* (pls. 1—4). There are, however, traits suggesting a divergence on the part of *fronto* but present material is too deficient and defective for their evaluation. The extremely short tail of *fronto* for example, appears to represent a significant departure from the *tomentosus* line and an even greater one from the *tumidus* line. However, external characters of *Kunsia fronto* are known from a single skin with tail tip missing and little can be said of their evolution that is not speculative.

Taxonomy

Cranial and dental characters of scapteromyines are so distinctive that absence of significant differences between the type skulls of *chacoensis* and *fronto* is regarded as *prima facie* evidence of conspecificity. GYLDENSTOLPE (1932:2) had already noted the very close resemblance between the types but dismissed the likelihood of their identity because "their respective type localities are situated far from each other". Taxonomic value attached to mileage is dubious and in this case may be unworthy of consideration. Subspecific distinction based on size and color, however, is a possibility. Until external characters of Brazilian *fronto* are known, tentative recognition of the Argentine *chacoensis* as a subspecies, is recommended.

Remarks

Only two specimens of *fronto* are known. One is the type of *chacoensis* represented by a poorly prepared skin with right hind leg missing, skull (pls. 14—16) with posterior half and ventral whole of braincase and left m^3 missing and mandibular angles incomplete. The second is the fragmented type skull of *fronto* (pl. 6). Oddly, the remnants of both type skulls are of the same parts so that little of what is lacking in the one can be reconstructed from the other.

Nothing is known of the habits of *fronto* and not much can be surmised of its

habitat. In general, *Kunsia fronto* appears to be less fossorial and more palustrine or aquatic than *K. tomentosus.*

Kunsia fronto fronto Winge

Scapteromys fronto Winge, 1888, E. Mus. Lundii, 1, (3):44, pl. 3, fig. 3 (skull).

Types. – Anterior portion of skull (figured) and mandible of another individual, Copenhagen Zoological Museum; collected in 1839 by P. W. Lund.

Type locality. – Pleistocene cave deposits (Lapa da Escrivania no. 5), Lagôa Santa, Rio das Velhas, Minas Gerais, Brazil.

Distribution (map. fig. 1) – Known only from type locality, the Pleistocene deposits in Lagôa Santa, Brazil, but range possibly extends or formerly extended north in Minas Gerais through the Rio das Velhas basin, west and south into the Paraná basin at least in Minas Gerais and São Paulo.

Characters. – Those of the species. The original description, freely translated from Danish, follows:

"Only a few fossil fragments in Lapa da Escrivania nr. 5.

"Known only from the anterior part of a skull [pl. 6].

"It is closely related to *Scapteromys principalis* from which it differs by the following characters.

"It is smaller.

"Outer wall of infraorbital foramen [zygomatic plate] lower, upper wall [infraorbital bridge] more oblique downward and outward. Nasal sinuses more inflated behind, the frontal more arched and without constriction; interorbital borders smoothly rounded; posterior ends of nasals pointed and produced farther behind [the frontomaxillary sutures] but this may be individually variable.

"Measurements of the figured skull, an adult:

"Upper molar row	8 [mm]
"Upper incisors, combined width	3 1/2
"Upper m1 to incisor [diastema]	11
"Palatal width between second molars	4
"Length of incisive foramina	9 1/2
"Height of zygomatic plate	7 1/3
"Interorbital width	7

"Measurements of a mandible, adult, surely of the same species:

"Lower molar row	9
"Mandibular length	25 2/3"

Specimens examined. — None.

Scapteromys fronto chacoensis Gyldenstolpe

Scapteromys chacoensis Gyldenstolpe, 1932, Ark. Zool. Stockholm, 24B, no. 1:1. Gyldenstolpe, 1932, Kungl. Sv. Vet. Akad. Handl., *11,* (3):99, pl. 12, fig. 1 (skull of type), pl. 18, fig. 5 (molars of type) – Argentina: Chaco Austral (Río de Oro). Yepes, 1938, Rev. Centro Estud., 2:161 (separate) – Argentina: Chaco Austral (Río de Oro); Formosa. Cabrera, 1961, Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", 4:475 – probably a subspecies of *S. gnambiquarae* [!].

Type. – Male, skin and skull, Royal Natural History Museum, Stockholm, no. 26, collected September, 1896, by A. Ros.

Type locality. – Río de Oro, Chaco, Argentina.

Distribution (maps, figs. 1,7) — Known only from type locality but range probably extends northwest through the Paraguay-Paraná basin into Paraguay and Mato Grosso, Brazil, east into Misiones, Argentina and the southeastern states of Brazil.

Characters. — Those of the species.

Measurements. — See Table 5, page 110.

Specimens examined. — 1. Argentina. Chaco: Río de Oro, 1 (NRS, type of *Scapteromys chacoensis*).

Kunsia tomentosus Lichtenstein

(Synonymies under the subspecies headings)

Distribution

(Map, Figure 1)

The highlands of Brazil from Minas Gerais, Mato Grosso and neighboring parts of Rondonia and uplands of Beni, Bolivia, to undetermined limits southward in the Río Paraná basin; unknown in Paraguay, Uruguay and Argentina; altitudinal range between 200 and 1000 meters above sea level.

Characters

Size largest and heaviest of living cricetines; form specialized for fossorial life; pelage harsh, upper parts and sides of body dark brown, ticked with grayish or buff, the dark basal portions of the hairs appearing as a dark lining; ears (fig. 3), muzzle and upper surface of fore and hind feet brown mixed with gray, rhinarium with a conspicuous border of white hairs; underparts not defined from sides of body, hairs dark gray basally, buffy to gray or whitish terminally; tail (fig. 2) from over one-half to two-thirds length of head and body combined, hair dark brown to black, hispid, shorter on distal portion of tail than proximal and reduced or vestigial on under surface of terminal one half, scales extremely large with six bristles each, sometimes only three bristles on distal portion of tail; fore and hind feet (figs. 4, 5) extremely broad and stout; skull (pls. 8—10, 12, 14, 15) heavy with strong occipital and temporal ridges, proximal ends of nasals truncate with a fine median spine extending slightly behind plane of frontomaxillary suture; other cranial characters and dentition as described for the genus.

Comparisons

Kunsia tomentosus is the largest living cricetine. It may be matched in linear head and body dimensions by some extremely large water rats of the species *Nectomys squamipes* Brants, some marsh rats, species *Holochilus magnus* Hershkovitz, and large wood rats, particularly the species *Neotoma magister* Baird. None, however, compare with *Kunsia tomentosus* in sheer massiveness of head and bulk of body. Only members of the recently extinct West Indian oryzomyine genus *Megalomys*, with skull lengths ranging from 50—73 millimeters, equal and exceed *tomentosus* in all dimensions.

The pocket gopher-like adaptations for fossorial life in cricetines attain the highest degree of specialization in the present species. The claws of the forefeet of *tomentosus* are extremely long, sharp and recurved (fig. 4) and quite as well developed for digging as those of North American pocket gophers (Geomyidae) and their South American ecological equivalents, the tuco tucos of the caviomorph genus *Ctenomys*. The digits and carpus of *tomentosus* are correspondingly stout and powerful while the hind feet

including claws (fig. 5) are nearly as well adapted and even more specialized for digging than those of pocket gophers and tuco tucos. There is no evidence that *Ctenomys* and *Kunsia tomentosus* are truly sympatric but there are records of both from the *planalto* of Mato Grosso and other areas where *Kunsia* might be found.

The shortened and thinly haired tail (fig. 2) is another character shared by *tomentosus* with most fossorial rodents. The tail of *Kunsia fronto* may be even shorter but is not so thinly haired as to be nearly bare on the distal half of the underside as in *tomentosus*. In contrast, the caudal hairs of *Scapteromys* have elongated to form a keel and



Plate 7. Kunsia tomentosus Lichtenstein, type reproduced from the original colored plate (somewhat less than 1/4 natural size).

well defined pencil. The double number (2×3) of hairs per caudal scale in *tomentosus* is deceptive. Actually, the scale, whether by enlargement or by fusion of two, is double-sized and forms around twice the usual number of hairs. The large scale with 6 stiff hairs probably braces the tail in burrowing or in resisting predators. The worn and clipped hairs of the nearly bare undersurface of the tail point to such use.

The external ears of *tomentosus* (fig. 3) have also become smaller as an adaptation to fossorial life. Although still well developed they are significantly smaller (12%) in proportion to combined head and body length than those of the subfossorial *Scapteromys* (14%) and considerably smaller than those of such non-fossorial cricetines as phyllotines (over 20%).

The coarse nearly hispid iron gray fur of *Kunsia tomentosus* recalls that of the grison *(Galictis)* or the dark phase coat of the jaguarundi *(Herpailurus)*. The coloration is uncommon in cricetines but the fur can be closely matched in color and texture with some dark races of *Sigmodon hispidus*, notably the Florida cotton rat, *S. hispidus littoralis*. The fur of *S. fronto* is also *Sigmodon-like* but differs from that of *tomentosus* by being thicker and more tawny, the underparts grayish and clearly but not sharply defined from sides. The coat of *tomentosus* differs markedly from the thick soft pelage of most species of fossorial rodents.

The heavy skull of *Kunsia tomentosus*, as in fossorial rodents in general, is designed to provide more surface for larger masticatory and cervical muscles. The fully developed occipital crests together with the forward inclination of that bone, accomodate muscles for powerful movements of the entire head in support of the movements of the lower jaws in biting and tearing through hard soils and tough roots. The same cranial adaptations are present in *K. fronto* but are much less developed. The skull of *Scapteromys* is comparatively delicate and its evolution appears to be directed toward reduction of the cranial musculature and degeneration of the incisors, mandibles and zygomata (pls. 1–4).

Habits and Habitat

Kunsia tomentosus is a burrowing animal of the Brazilian campos and the tree-savanna plains of Mojos, Bolivia. It may live almost entirely underground during most of the dry season and mostly above ground during periods of heavy rains or inundations. Perhaps because of the animal's large size and powerful body it has never been captured in ordinary snap traps. The few known preserved skins are of individuals seized by hand or by dogs. MIRANDA RIBEIRO (1914:38, 39) mentions that the skin of one of his four specimens of *S. gnambiquarae* was damaged by dogs. The same authority adds that the Parecis Indians call the animal *colori* while the Nhambiquaras know it as *arantacú* and regard the flesh as a culinary delicacy. The colori, notes MIRANDA RIBEIRO, lives in burrows and makes a nest of dry grass. It feeds on the roots of grasses exposed in tunneling.

The two available specimens of *Kunsia tomentosus* were collected by the Middle American Research Unit of the National Institutes of Health in connection with its search for reservoirs and vectors of Bolivian hemorrhagic fever. The first specimen was brought to Dr. MERLE KUNS on 1 October 1963, by a native worker who retrieved it from a dog which had killed it in the vicinity of San Joaquín. The second specimen was live-trapped 5 December, 1963, by RAUL CANDÍA, the foreman of Dr. KUNS' team of Bolivian field assistants. According to Dr. KUNS (in litt.) CANDÍA captured the large rat in an open savanna some 50 yards from a forested "island" known as Isla Redonda de Caravana, about 15 kilometers north of San Joaquín. This remarkable and very rare rat was the only animal taken in 50 live traps set 3 nights in the area. Dr. KUNS concludes with the painful note that RAUL CANDÍA was bitten on the finger by a *Calomys callosus* while livetrapping, marking and releasing mice in San Joaquín. The open wound was contaminated with urine from the same animal. Shortly thereafter, CANDÍA was stricken by hemorrhagic fever and died Friday, March 13.

Remarks

Despite its large size and utilization as food by the local Indians, *Kunsia tomentosus* is one of the rarest of rodents in museum collections. Known preserved specimens are the type skin and shattered skull in the Berlin Museum, the fragmented type skull of *principalis* Lund together with a remnant of a juvenal skull and some mandibles in the Copenhagen museum, four cotypes of *gnambiquarae* Miranda Ribeiro of which a skin with skull and a skeleton only are in the National Museum of Rio de Janeiro, and a skin with skull and a juvenal in spirits with skull separate in the British Museum (Natural History) and, finally, the two skins and skulls recently collected in Bolivia by the Middle America Research Unit, National Institutes of Health.

Kunsia tomentosus tomentosus Lichtenstein (pl. 7)

Mus tomentosus Lichtenstein, 1830, Darstellung neuer Säugeth., 7, (15): pl. 33, fig. 1 (animal) and text.

[Hesperomys (Scapteromys)] tomentosus, Peters, 1860, Abh. Akad. Wiss. Berlin, p. 147, pl. 2, fig. 2 (teeth) – classification; cranial and dental characters of type in Berlin Museum. PETERS, 1860, Monatsb. Akad. Wiss. Berlin, 1860:135 – classification.

H[esperomys (Scapteromys)] tomentosus, Thomas, 1884, Proc. Zool. Soc. London, 1884: 449 – classification.

[Scapteromys] tomentosus, Trouessart, 1897, Cat. Mamm., p. 534 – classification.

S[capteromys] tomentosus, Thomas, 1920, Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 5:477 and footnote – comparisons; "Prof. MATSCHIE informs me that SELLOW's collection were made near Maldonado, where *S. tumidus* was obtained by DARWIN."

Scapteromys gnambiquarae Miranda Ribeiro, 1914, Comm. Linhas Telegr. Mato Grosso, Annexo 5, Mamm., p. 37, pl. 20 (skin), pls. 21. 22 (skeleton) – Brazil: Mato Grosso (type loca-

lity, Campos Novos, restricted by MOOJEN, 1952, Os roedores do Brasil, p. 80); Riacho Lanbary; Ultimo Acampamento, Chapada); cotypes, 1 skin and skull, 1 skeleton only in Museu Nacional, Rio de Janeiro and 2 skins and skulls in British Museum (Natural History), collectors, HOENE and MIRANDA RIBEIRO (the skull only); local name, *colori* (Parecis), *arantacú* (Nhambiquara). CABRERA, 1961, Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", 4:475 – may be a synonym of *S. principalis* Lund of the Brazilian Pleistocene.

Type. — Adult female, skin formerly mounted and fragmented skull removed from mounted skin, Zoological Museum, Humboldt University, Berlin, no. 1699; collected 1827, by Herr SELLOW.

Type locality. — "Von Herrn SELLOW im Jahre 1827 in den waldigen Gegenden am Uruguay entdeckt", i. e., wooded parts along the Río Uruguay. The type may have been taken somewhere along the river's course in southeastern Brazil (Rio Grande do Sul or Santa Catarina) in wooded parts of northwestern Uruguay or in Misiones, Entre Ríos, or Corrientes, Argentina. According to THOMAS (1920), Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 5:477, footnote) "Prof. MATSCHIE informs ... that SELLOW's collections were made near Maldonado, where *S. tumidus* was obtained by DARWIN." This is most unlikely. The specimen almost certainly does not occur anywhere in Uruguay except possibly in the northwestern corner. In any case, it is a matter of record that SELLOW collected in southeastern Brazil and along the Rio Uruguay (cf. PELZELN, 1883:13). In addition, he secured specimens from other collectors, local dealers and from the museum in Montevideo, Uruguay. There is no good reason for believing that the type of *Mus tomentosus* was collected in any place other than the one given by LICHTENSTEIN and I hereby restrict it to the Rio Uruguay in southeastern Brazil. Further restriction awaits discovery of a Brazilian specimen with precise locality data.

Distribution (Map, fig. 1). — The Bolivian uplands of northern Beni, the planalto of Mato Grosso and the Río Paraná basin between southern Brazil and northern Uruguay; altitudinal range between 200 and 1000 meters above sea level; limits of range unknown but may be those of the species.

Characters. — Those of the species.

Measurements. — See Table 5, page 110.

Taxonomy. — The original specimen of *Mus tomentosus* Lichtenstein was mounted with skull in and exhibited in the Berlin Museum. Three decades later PETERS (1861:147) removed the skull from the hardened skin for the purpose of determining the true relationship of the species. The skull (pl. 12) was shattered in the removal operation but PETERS recognized the overall resemblance of LICHTENSTEIN's rat to *Scapteromys tumidus* Waterhouse and he assigned the former to the genus of the latter. The present color of upper parts of head and body of the type is brownish ticked with buffy, sides paler and underparts buffy with the dark basal gray of the hairs showing through, tail uniformly brown, ears and upper surface of fore and hind feet pale brown, the digits paler than the metapodials. The overall cinnamon brown coloration may seem to be natural but the original description and color plate of the type reproduced here (pl. 7) are of a "black-gray" animal. Obviously, the skin has become bleached through exposure to daylight and the chemical action of preservatives used in its preparation.

The original description of *Mus tomentosus* follows.

„Artkennzeichen: Um vieles größer und stärker als die gemeine Ratte, mit kurzen Hinterfüßen, wenig verlängertem Schwanz und breiten runden Ohren. Die Farbe glänzend schwarz-grau, Mitte der Bauchseite matt aschgrau. Behaarung dicht und weich.

Maße:		
	Ganze Länge von der Schnauze bis zur Schwanzwurzel . .	11 Zoll – Lin.
	Länge des Schwanzes	6 Zoll – Lin.
	Länge des Kopfes bis zum Nacken	3 Zoll – Lin.
	Länge der Ohren 1 Zoll; Breite derselben	1 Zoll 3 Lin.
	Länge des Hinterfußes vom Hacken bis zur Krallenspitze .	2 Zoll – Lin.

Jedes einzelne Haar ist auf dem Grunde tief schwarzgrau, dann glänzend schwarzbraun und an der äußersten Spitze weiß. Nur die Spitze der Nase und beide Lippen sind weiß, von der Oberlippe zieht sich zu beiden Seiten ein kaum merklicher weißer Strich über dem Mundwinkel hin, die Spitzen der Zehen sind weißlich, die daran sitzenden Nägel schmutzig gelbgrau. Der Schwanz ist in seiner ersten Hälfte mit ganz schwarzbraunen glänzenden Haaren bewachsen, in der letzten mit breiten Schuppenringen bedeckt, zwischen welchen an der Oberseite ziemlich lange vereinzelte braune Borsten hervorwachsen, indessen die Unterseite ganz kahl ist. Die Ohren sind an dem Rande der inneren Wölbung mehr als an der Außenseite mit Haar von der Leibesfarbe bewachsen. Bartborsten werden kaum sichtbar. Die Vorderzähne sind nach außen gelb."

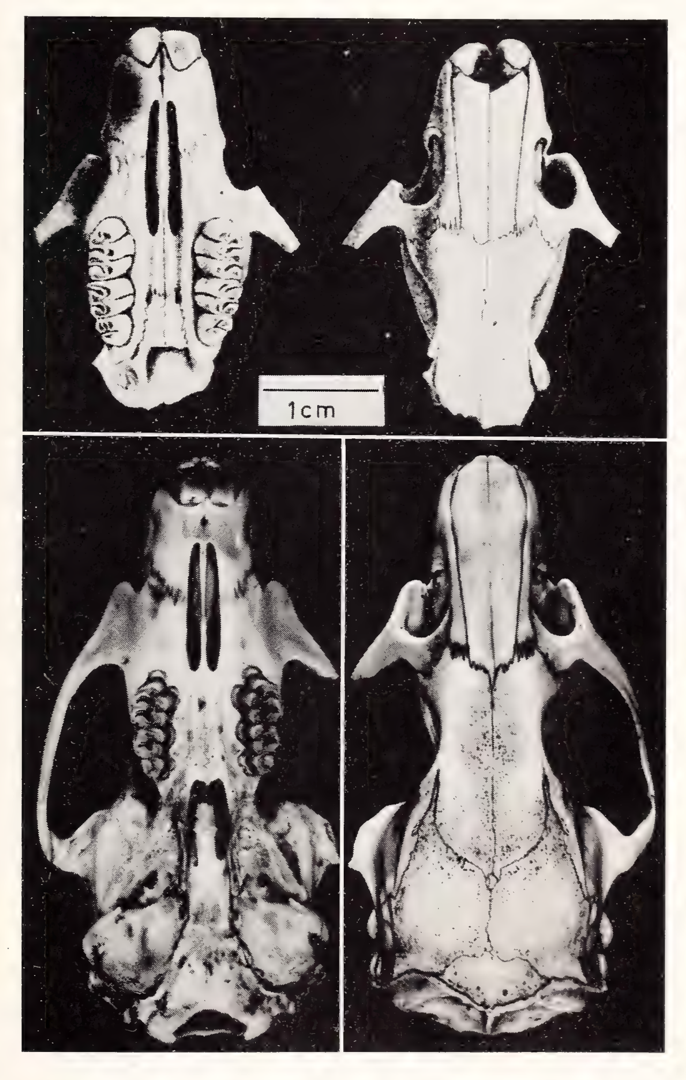


Plate 8. Skulls of *Kunsia tomentosus:* Upper row, *Kunsia tomentosus principalis* Lund, type, reproduced from the figure by Winge (1888, pl. 3, fig. 2). Lower row, *Kunsia tomentosus tomentosus* Lichtenstein (San Joaquín, Bolivia).

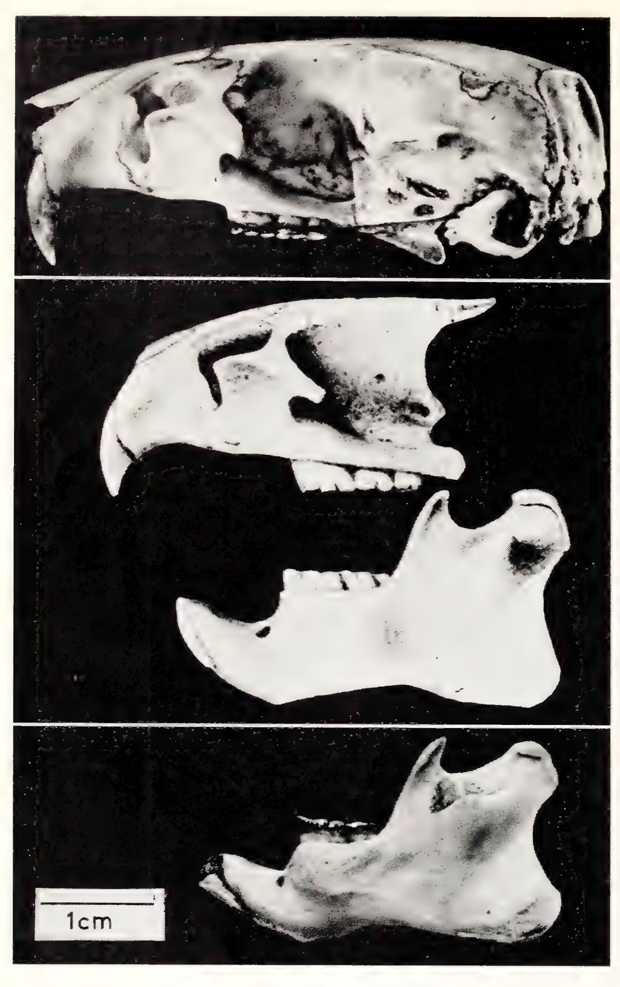


Plate 9. Skulls of *Kunsia tomentosus:* Upper and lower figures, *Kunsia tomentosus tomentosus* Lichtenstein (San Joaquín, Bolivia); middle figures, *Kunsia tomentosus principalis* Lund, type, reproduced from the figure by Winge (1888, pl. 3, fig. 2).

Scapteromys gnambiquarae Miranda Ribeiro is based on four specimens, one a skeleton only, none designated holotype. The description is of the skeleton and one or more skins including that of a female from which the mammary formula was determined. Miranda Ribeiro pointed to *principalis* Lund as the most nearly related species and said it differed by the position of the optic foramen on the frontal suture outside the orbit, posterior profile of skull less elevated [!], nasals and intermaxillaries longer, m^1 with anterior lobe expanded anteriorly. The fragmented skull of *principalis* lacks the posterior half and one wonders if the posterior profile and other distinctive characters may not belong to *gnambiquarae* itself. The original description and figures of the skull of a juvenal cotype of *gnambiquarae* at hand (pls. 10, 14–16, 18), agree with the type of *tomentosus* and our specimens from Bolivia. There appears to be no basis for recognizing *gnambiquarae* even as a subspecies.

Specimens examined. – 4. BRAZIL. Mato Grosso: near Chapada, 1 (BM, cotype of *Scapteromys gnambiquarae);* BOLIVIA: Beni: San Joaquín, 2 (uncatalogued); COUNTRY UNKNOWN. "Waldregion Gegenden am Uruguay", 1 (BZM, type of *Mus tomentosus).*

Scapteromys tomentosus principalis Lund (pls. 8, 9)

Mus principalis Lund, 1839, Ann. Sci. Nat., Paris, (2), 12:208 – nomen nudum; BRAZIL: Minas Gerais (Rio das Velhas). Lund, 1840, Ann. Sci. Nat., Paris, (2), 13:312 – nomen nudum.

Mus principalis, Lund, 1841, Afh. K. Danske Vid. Selsk. Nat. Math., 8:276, 280, 294.

[Hesperomys (Megalomys)] principalis, Trouessart, 1880, Bull. Soc. Etud. Scient. Angers, 10, (1) 134 – classification.

Scapteromys principalis, Winge, 1888, E Mus Lundii, 1, (3): 42, pl. 3, fig. 2 (skull) – BRAZIL: Minas Gerais (Lagôa Santa); characters.

Types. — Anterior two thirds of an adult skull without mandible, one fragment of a juvenal skull and a number of mandibles only (19 listed by WINGE, 1888:43); lectotypes are skull of one individual and mandibles of another figured by WINGE (1888: pl. 3, fig. 2), Zoological Museum, Copenhagen, collected 1839 by PETER WILHELM LUND.

Type locality. — Pleistocene and Recent cave deposits (Lapa da Escrivania no. 5), Lagôa Santa, Rio das Velhas, Minas Gerais, Brazil.

Distribution (Map, fig. 1). — Known only from Pleistocene fossils and Recent owl pellets found in the caves of Lagôa Santa, Minas Gerais, eastern Brazil.

Characters. — Cranial and dental characters those of the species, external characters unknown.

Measurements. — See Table 5.

Taxonomy. — The original description of *principalis* is inadequate but WINGE's detailed account and finely executed drawing of the skull and teeth (pls. 8, 9) leave no doubt of their pertinence to specimens of *tomentosus* at hand. Even MIRANDA RIBEIRO recognized all but absolute identity between *principalis* and Mato Grosso representatives of the species he named *gnambiquarae*.

Remarks. — Although not recorded since 1839 there is no reason to believe that this retiring rodent has become extinct in Minas Gerais.

II. A REVIEW OF THE MALE PHALLUS IN MURID CLASSIFICATION

Introduction

A series of studies of the murid glans penis by HOOPER (1958, 1959, 1960, 1962), by HOOPER and HART (1962) and by HOOPER and MUSSER (1964a, 1964b) add considerable data to our knowledge of the interrelationships of many species, genera and supergeneric groups within the family Muridae. The findings of these authors support some concepts of generic and supergeneric relationships based on non-phallic characters and baculum alone and question and impugn others.

In 1959, HOOPER distinguished a group of North American cricetines characterized by a simple penis with single pronged baculum from other murids with complex penis and essentially three pronged baculum. He (p. 10) observed that "a classification based on anatomy of the phallus may not jibe with current classifications which are founded largely on cranial, especially dental, characters. It remains to be seen which of the two schemes most likely reflects the true relationships of muroid rodents."

In 1962, HOOPER and HART reviewed the classification of North American microtines on the basis of phallic characters. Their studies also extended to cranial, dental and external characters. The broadened base permitted them to observe that classifications of microtines derived from single characters whether external, cranial or dental are typological and wanting. Teeth alone, they (p. 63) emphasize "constitute no panacea in classification of microtines. Neither does the glans penis." This organ, they declare, "merely adds additional data to the total available for estimates of microtine interrelationships." Later, in a proposed arrangement of the species of the genus *Peromyscus*, HOOPER and MUSSER (1964b:10) affirm that although "the basis for [their] classification is primarily data derived from the glans and baculum ... each grouping of species is definable on the basis of characters of study skin, skull [excluding dentition], male phallus and habitus." These qualifications constitute a repu-

diation of the earlier insinuation (above) that phallic and non-phallic characters are mutually exclusive with one reflecting true relationships, the other not.

It would appear that there is no need to belabor HOOPER and associates, whether HART or MUSSER, on the inadequacies and pitfalls of single character and typological taxonomy. This makes it all the more incomprehensible why HOOPER and MUSSER (1964a) revert to HOOPER's earlier (1959) posture and adopt phallic characters alone as the touchstone of murid classification in general and neotropical cricetines in particular.

Methodology and Taxonomy

Use of male phallic characters in classification adds a very important dimension to mammalian taxonomy. The value of such characters in any given taxon, however, cannot be properly assessed from one or a few organs and without reference to the organism as a whole. The number of suitable glans penises of neotropical cricetines used by HOOPER and MUSSER (1964a) is inadequate for any assay at classification. The data they obtained, often from only one or two samples, are used nevertheless, without qualm or qualification for adducing relationships and revising currently recognized systematic positions of species, genera and supergeneric groups. Evidence from nonphallic characters pointing in other directions are unheeded or brushed aside. Even supporting evidence in these quarters are treated only slightly less cavalierly. Female genitalia, the complement of male genitalia and the other half of phallic evolution are disregarded. Geographic and historical data are completely excluded. In many instances individual, local and geographic variables in male phallic structures are deemed good taxonomic characters or suspected of being atypical, artificial or misidentified to taxon. Evidence of intraspecific and interspecific variation in male phallic characters presented by other authors (cf. HERSHKOVITZ, 1962: 58—68; also POCOCK, 1925, with particular references to cercopithecids) are ignored. Clear evidence in their own material of parallel evolution or convergence in phallic characters is with one exception, passed over unrecognized or misinterpreted. The assumption that phallic differences represent taxonomic differences and that phallic similarities preclude taxonomic differences generally prevails throughout the work. The solitary relationship admitted between the phallus and other parts of the organism is the ratio of glans length to foot length. A ratio between two such morphologically and functionally separate and unrelated members, however, is misleading. This ratio may have served HOOPER (1958) as a happy guideline in some peromyscines. In murines and Neotropical cricetines (cf. HERSHKOVITZ, 1960:522, 1962:51) the hind foot assumes a great diversity of shapes and proportions in many different lines of evolution, while the penis varies independently[6].

The taxonomic approach used by HOOPER and MUSSER is insistently and unremittingly phallic and typological. Indeed, so obsessed are the authors with the overriding importance of phallic characters that they speak of the species, genus or generic group where only the glans penis of one or a few individuals should be mentioned. This confusion of concepts has resulted in some conclusions that are premature or rash and others that are divisive and retrogressive. Had HOOPER and MUSSER concentrated their efforts on a reconstruction of the evolution of the organ they studied instead of

[6] The true relationship between morphologically distinct and topographically separated organs is through the organism as a whole. The ratio of glans penis length to combined head and body length and the ratio of hind foot length to combined head and body length are meaningful. On the other hand, the ratio of penis length to length of hind foot or of tail, snout, ear or any other appendage is an abstraction of no taxonomic or evolutionary significance.

attempting to construct phylogenies of organisms they did not study, they might have brought us nearer to a solution of some problems of muroid systematics.

Material

Hooper and Musser (1964a:5—6) examined 175 glandes of 43 neotropical species belonging to 16 genera. Included are 32 glandes from *Oryzomys caliginosus*, and 12 from *O. albigularis*, but the majority of the species are represented by 3 or less glandes (11 species by 1 glans penis each, 8 by 2, and 8 by 3). Table 1 on page 8 of the work cited shows the actual number of glandes suitable for effective descriptions, comparisons and phylogenetic interpretations. There are 121 such glandes representing 39 species and 16 genera. Thirty one species, or 82% of the total, are represented by 3 or less glandes (13 by 1 each, 10 by 2 and 8 by 3). More than half the total number of glandes (68) represent 12 nominal (but 8 or 9 valid) species of *Oryzomys*.

The glandes are described by Hooper and Musser within the framework of generic groups as currently classified. My review and interpretation follow their arrangement but with the scapteromyines and oryzomyines placed at the end for convenience.

Thomasomyine Group

Members of the thomasomyine group are sylvan and adapted for arboreal or scansorial life. Five genera and a large number of species are recognized. Hooper and Musser (p. 19) examined the glandes of monotypic *Nyctomys*, monotypic *Otonyctomys*, *Rhipidomys* (1 species of a probable 6) and *Thomasomys* (3 species of a probable 30). Monotypic *Phaenomys* is not represented in their material[7].

Morphological peculiarities in the glans penis of *Nyctomys sumichrasti* move Hooper and Musser to divorce it from the thomasomyine group. *Thomasomys aureus* (1 defective glans) is not, according to Hooper and Musser (p. 44), a thomasomyine. *Rhipidomys mastacalis*, judged by its glans alone, differs nearly as much as *Thomasomys aureus* does from *T. cinerus* and *T. laniger*, the only *other* species of *Thomasomys* known to Hooper and Musser. The glandes of *Thomasomys cinereus* (1 glans) and *T. laniger* (5 glandes) also point in other directions. Their exterior configuration resembles, according to Hooper and Musser (loc. cit.), "that in some oryzomyines (e. g. *O. palustris* and *O. concolor)*, the narrow non-spinous crater collar is like that in *Oxymycterus* and some *Akodon*, spininess of crater and contents as in some *Akodon* and *Calomys*, characters of dorsal papilla and urethral flap approaching conditions in *Akodon* and shape of bone somewhat resembling that in *Sigmodon* and *Rheomys*." In effect, phallic characters indicate that *Thomasomys*, as known to Hooper and Musser, is anything except *Thomasomys*. Exclusion, by inference, of all other genera from thomasomyines reduces the group to a chimera.

Otonyctomys, the glans of which was belatedly examined (footnote, p. 49) is described as "a well differentiated form which may be more closely related to *Nyctomys* and *Thomasomys aureus* than to other Neotropical forms examined. In the diagram of possible relationships (fig. 8b) it might fit as an independent offshoot between those two genera [sic]." The cited figure shows the offshoot position between *Nyctomys* and (genus?) "*T. aureus*", occupied by *Scapteromys*.

[7] The thomasomyine group is unrevised, its diagnostic characters loosely defined (cf. Hershkovitz, 1962:21, 22, 55, 56). Thomasomyines include the most primitive of cricetines. They are forest dwelling, broad footed, long tailed, 6-mammate, brachyodont-pentalophodont mice with wide-short palate and weakly projecting zygomatic plate. They compose one of the more coherent of the multigeneric groups of South American rodents. Some of the characters shared by the members of the group may be phenetic rather than phyletic but this has yet to be determined.

Nyctomys is of particular interest. It together with *Otonyctomys* are the only complex penis cricetine genera confined to North America. According to HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 41) the "affinities of *N[yctomys] sumichrasti* are somewhat obscure. In some of its characters it appears to be annectant between the neotomyines-peromyscines and the clusters of South American forms. In shape of glans and nature of spinous investiture it recalls *Ochrotomys, Ototylomys* and *Tylomys;* the papilliform lateral mounds resemble similarly located papillae in *Tylomys;* the elevated meatus urinarius approaches the condition seen in *Scotinomys* and *Baiomys;* and the slender long bone with its distal cap of cartilage is not unlike the configuration of baculum seen in neotomyines and peromyscines. BURT (1960:63) saw resemblances in the bacula of *Neotoma* and *Nyctomys.*

"On the other hand, the vascular lobes, three bacular mounds, multilobed urethral flap and some other characters appear to relate *Nyctomys* to the mass of South American species. We tentatively view it as a highly [p. 42] differentiated outlier of that group though we cannot readily overlook its several similarities with neotomyines-peromyscines. Clearly, as judged from our samples, *Nyctomys* is unlike *Rhipidomys* with which it has been aligned (TATE, 1932a; HERSHKOVITZ, 1962); it does not belong closely with either *Rhipidomys* or *Thomasomys* as we know them."

Some peromyscines *(Peromyscus, Megadotontomys, Ochrotomys)* had been once (cf. HERSHKOVITZ, 1944:20, footnote 7) included among the thomasomyines. The dichotomy between simple and complex penis types was not then suspected. It now appears that *Nyctomys,* judged by phallic and non-phallic characters, may indeed be a link connecting peromyscines and thomasomyines to a common Middle American ancestor (cf. HERSHKOVITZ, 1944:20). In New World cricetines, evolution of the complex to simple penis by reduction and elimination of the lateral bacular digits may be traced through thomasomyines from *Rhipidomys mastacalis, Thomasomys aureus, Nyctomys* and *Otonyctomys* to peromyscines.

Other peculiarities of the genital tract which seemingly connect *Nyctomys* morphologically with peromyscines, particularly *Neotoma,* have been discovered by ARATA (1964:14, 31) in the accessory reproductive glands. ARATA saw no preputial, vesicular or dorsal prostate glands in the single specimen examined of *Nyctomys sumichrasti* and the three he examined of *Neotoma floridana.* Ventral prostates also lacking in *Nyctomys* are, however, present in *Neotoma.* Other simple penis type cricetines with missing accessory glands are, according to ARATA, *Peromyscus gossypinus* and *Reithrodontomys humulus* without preputials, *Ochrotomys nuttali* and *Onychomys leucogaster* without ampullaries, and *Onychomys leucogaster* and *Tylomys nudicaudus* without anterior prostates. The accessory glands absent in *Nyctomys* and some peromyscines are found in all the complex penis type species ARATA examined. These are *Oryzomys palustris, Oecomys tectus (concolor), Nectomys alfari, Akodon* sp., *Phyllotis darwini, Sigmodon hispidus.* Unfortunately, ARATA studied only one species of each of 15 cricetines genera. Except for *Sigmodon hispidus* with 50 samples and *Oryzomys palustris* with 10, all but three of the remaining species in ARATA's material are represented by 1 or 2 specimens, the others by 3, 4 and 5, respectively. At this point, it can be said that simplification of the penis in *Nyctomys* and peromyscines frequently entails the loss of one or more accessory reproductive glands excluding the bulbo-urethral which is always present. Simplification and loss of parts are almost certainly independent processes in each group and, possibly, in each genus.

Akodont Group

The akodont group has not been critically examined and the nominate genus is urgently in need of taxonomic revision. HOOPER and MUSSER studied the glandes of 8 of 30 "species" of *Akodon* listed by CABRERA (1961:437—461)[8]. This genus, according to HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 24) "is recognizable by a combination of characters none of which is unique. In size and proportions it overlaps oryzomyines and phyllotines and its other traits are separately approached or matched in species of *Calomys, Eligmodontia, Phyllotis* or *Zygodontomys*." Ignoring "size and proportions " as probably misleading characters, the "other traits" suggest that *Akodon* is phallically most like phyllotines, a conclusion in harmony with previous estimates based on non-phallic characters.

An example of intraspecific variation in phallic characters disturbs HOOPER and MUSSER. They (op. cit., p. 24) note that „two adult specimens of *A[kodon] arviculoides* at hand do not match in morphology, age or geography." The gross differences between the glandes (not figured) of the two mice, one from Misiones, Argentina, the other from Rio de Janeiro, Brazil, create "doubt that these distinctions are related entirely to the age difference between the two examples." The two mice in question are preserved in the Chicago Natural History Museum. Dr. HOOPER removed and labelled their phalli, I indentified the animals at his request and later double checked the determinations.

Notiomys

The genus *Notiomys,* known to HOOPER and MUSSER (p. 27) by 3 glandes of *N. valdivianus,* differs from all other cricetines examined but "fits near or with our phyllotine and akodont species." This agrees in the broadest sense with data derived from cranial, dental and external characters.

Oxymycterine Group

The oxymycterine group (see infra p. 86) comprises 4 nominal genera and 10 or 12 nominal species. HOOPER und MUSSER describe 1 glans of Bolivian *Oxymycterus paramensis* (= *O. rutilans paramensis* Thomas) and 5 glandes of Uruguayan and Argentine *O. rufus* (= *O. rutilans rutilans* Olfers). Phallic differences between the three populations, particularly the Uruguayan and Argentine representatives of the same race, indicate a greater range of variation than HOOPER and MUSSER allow between some genera and generic groups.

The genus *Oxymycterus,* actually the species *Oxymycterus rutilans* which is treated as a generic group by HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 45), "fits near the thomasomyine or akodont cluster" on the basis of its phallic characters. This appraisal is ambiguous. Thomasomyines and akodonts are widely separated. A species near the first group is not related to the second. *Oxymycterus* is a highly specialized shrewlike derivative of akodont stock. Whatever resemblance it has to thomasomyines is due to a remote common cricetine heritage and/or the result of convergence.

[8] I have excluded from CABRERA's arrangement of *Akodon,* "species" of the subgenus *Abrothrix* (an oxymycterine with 4 "species"), *Akodon mimus* (an *Abrothrix), Akodon iheringi* (an *Oxymycterus)* and *Akodon tapirapoanus* (a *Zygodontomys).* This last is listed by CABRERA as a species of *Akodon* on p. 447 and as a subspecies of *Akodon arviculoides* on p. 439. The status of *A. arviculoides* is uncertain as is that of many other species currently referred to *Akodon* (s. l.).

Phyllotine Group

The recently revised phyllotine group (HERSHKOVITZ, 1962) comprises 21 species distributed in 8 genera. HOOPER and MUSSER examined 13 glandes of 8 species representing 4 genera.

The samples of these 8 species indicate to HOOPER and MUSSER (1964a:30) that phyllotines are "a diverse assemblage, one more varied than the oryzomine group, for example. They are well characterized at the generic level but some of them are no more similar to each other than some are to nonphyllotines." My findings, based on non-phallic characters and bacula, reveal these 8 species as radiating limbs of a common trunk. Evidently, their divergence is reflected in phallic as well as a number of non-phallic characters. The forms studied by HOOPER and MUSSER are reviewed below.

Phyllotis, as the central genus of the group is of special interest. HOOPER and MUSSER studied 5 glandes representing 3 species (of 10 recognized). The authors (pp. 33–36) characterize the glandes of *P. darwini* (1 adult), *griseoflavus* (2) and *pictus* (3, "none of which is old or otherwise entirely satisfactory") as "well differentiated from one another", and revive (p. 30) for each species the erstwhile discarded subgeneric namens, *Phyllotis, Graomys* and *Auliscomys,* respectively. They add (p. 33) that "OSGOOD (1947), PEARSON (1958) and CABRERA (1961), but not HERSHKOVITZ (1962), arrange the species in separate subgenera." Obviously the first three authors cited could not possibly have disagreed with the fourth. In chronological order, CABRERA (1961:484) avowedly followed PEARSON (1958:395) who "focused [his] efforts on the species and subspecies level" and "made no special study of the generic and subgeneric relationships of *Phyllotis*". For these taxons, PEARSON followed ELLERMAN (1941:451) more closely than he did OSGOOD (147). My revision of *Phyllotis* and phyllotines is a refinement and extension of OSGOOD's. Treatment of *darwini, griseoflavus* and *pictus* as three sharply defined species of *Phyllotis* (s. s.) is neither strengthened nor weakened by addition of the phallic characters described by HOOPER and MUSSER. Their account of the glans penis of *Phyllotis darwini* gives no notion of the range of variation within the species (cf. fig. 9) much less the genus. Phallic, particularly bacular, differences they note between *P. darwini* and *P. griseoflavus* appear to be individual variables judged by material at hand and published data (PEARSON, 1958:424, fig. 6; HERSKOVITZ, 1962:58–68, figs. 6–8).

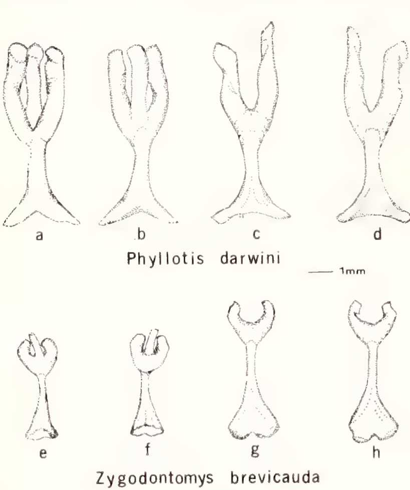


Fig. 9. Bacula of phyllotines, dorsal and ventral aspects, respectively, of *a, b, Phyllotis darwini* from Huancavelica, Peru (CNHM 75 455); *c, d,* individual variable (CNHM 75 453) from same series as preceding; *e, f, Zygodontomys brevicauda* from San Jerónimo, Antioquia, Colombia (CNHM 70 188); *g, h, Zygodontomys brevicauda* individual variable (CNHM 71 257) from Muzo, Boyacá, Colombia

Calomys is comprised of 4 tightly knit species but only the phallus of *C. laucha* (3+3 unsuitable glandes) and *C. callosus* (1 glans) were studied. These two are the more distantly related species of the genus. Their glandes are characterized by HOOPER and MUSSER (p. 48) as "similar". Nevertheless, their detailed description

indicates greater phallic differences between *callosus* and *laucha* than between *Phyllotis darwini* and *P. griseoflavus.*

Zygodontomys, according to Hooper and Musser (p. 49) "belongs near *Oryzomys* or *Akodon* and not with *Calomys* and some *Phyllotis*". The authors appear to support their judgement with the reminder that *Zygodontomys* had at times been classified as an *Oryzomys* and at others as an *Akodon.* They might have added *Mus* and *Hesperomys (= Calomys)* as well. Species of *Zygodontomys* discovered during the 18th and 19th centuries were, like many other common mouse-like New World rodents, first referred to broadly conceived genera then shunted into successively more narrowly restricted genera until a special genus was erected for them. If phallic characters were everything Hooper and Musser believe them to be, they would show that a taxon "near" *Oryzomys* is only remotely related to *Akodon* but a taxon near *Akodon* is also close to *Calomys* and *Phyllotis.* Hooper and Musser's dendrogram (op. cit., p. 53) shows the position between *Oryzomys* and *Akodon* occupied by *Oxymycterus* while *Zygodontomys* is placed between *Sigmodon (Sigmomys)* and oryzomyines. Whatever its phallic characters, *Zygodontomys* cannot be more nearly related to *Oryzomys* than *Phyllotis* or *Akodon* on historic and geographic grounds alone.

The completely normal two and three digit bacula of *Zygodontomys* (fig. 9) illustrate individual variation within the species.

Eligmodontia, according to Hooper and Musser (op. cit., p. 49), "perhaps also should be arranged nearer *Akodon*". In forming this opinion the authors (op. cit., pp. 33, 47) did too much with too little. They emphasize the small size of glans, baculum and hind foot of *Eligmodontia* and end by aligning the genus with those forms with which it agrees most nearly in overall size as well as size of its parts.

Sigmodont Group

The sigmodont group consists of *Sigmodon (Sigmomys), Reithrodon, Holochilus* and *Neotomys.* In an earlier paper Hooper (1962) published the description of 11 glandes of *Sigmodon (alleni,* 3; *hispidus,* 5 adults, 1 subadult; *minimus,* 1 juvenile; *ochrognathus,* 1 subadult), of *Sigmomys (alstoni,* 1 subadult) and of *Reithrodon (cuniculoides,* 1 adult). In their 1964 publication, Hooper and Musser (p. 37) describe 5 glandes of *Holochilus brasiliensis* (2 fluid preserved, 3 reconstituted from dry study skins). Glandes of *Neotomys* were not available for examination.

Glandes of sigmodonts examined appear to Hooper and Musser (loc. cit.) as "a diverse lot, one which provides little support for the proposal that all species represented therein are closely related". Then shifting from glandes to genera they conclude (op. cit., p. 50) that "*Holochilus* is an oryzomyine, and *Reithrodon* belongs near species of *Phyllotis. Sigmodon* and *Sigmomys* remain as sigmodonts."

That *Sigmodon* and *Sigmomys* are sigmodonts is redundant. They are congeneric (cf. Hershkovitz, 1955:647[9]). Phallic differences between *Reithrodon* and *Holochilus brasiliensis* demonstrated by Hooper (1962:7) and Hooper and Musser (1964a:37) are not unexpected inasmuch as the taxons themselves differ widely. Nearness of sigmodonts, including *Reithrodon,* to phyllotines is also inferred from the phalli but this was already determined from non-phallic characters (cf. Hershkovitz, 1955:644,

[9] My statement that *alstoni,* the single species of *Sigmomys,* was based on "individuals of South American representatives of *S[igmodon] hispidus* with grooved incisors" may have been too sweeping. Dr. Charles Handley informs me that *alstoni* and *hispidus* are quite distinct where they are sympatric in parts of Venezuela.

1962:23, 25). Beyond, there is a combination of fundamental cranial, dental and external characters which unite *Sigmodon, Reithrodon, Neotomys* and *Holochilus* into a closely knit group. Superimposed upon this community of characters are one or more adaptive traits, phallic and non-phallic, peculiar to each radiating genus. Any classification based on these characters alone would indeed make sigmodonts or any other radiating group, „a diverse lot".

Sigmodonts diverged from an old southern South American pastoral stock only remotely related to the northern, oryzomyine stock. *Sigmodon* radiated into the vole — or arvicanthine — like habitus. *Reithrodon* became the hare-like representative of the sigmodont group. *Neotomys* is a counterpart of microtines. *Holochilus* converged into the semi-aquatic equivalent of many other radiating muroid clusters. *Holochilus* resembles large aquatic species of *Rattus* as well as the oryzomyine *Nectomys squamipes,* the smaller *Oryzomys palustris* and a number of other unrelated rodents not to mention insectivores. It is not strange, therefore, that with basic murid and cricetine similarities already built in, the phallus of *Holochilus* should also resemble that of *Oryzomys palustris*[10], the nearest related of its ecological equivalents. Disregarding everything else, Hooper and Musser interpret all phallic similarities as *ipso facto* proof of intimate kinship and transfer *Holochilus* to the oryzomyine group. The glans of *Sigmodon hispidus* with spine studded crater papillae is unique among neotropical cricetines, so far as known, but finds its analogue in the spine invested crater papillae of distantly related but ecologically similar species of voles (cf. Hooper, 1962, fig. 1 and Hooper and Hart, 1962, figs. 8—10). In the light of basic non-phallic characters it would be just as absurd to classify *Sigmodon* as a microtine as it is to classify *Holochilus* as an oryzomyine (cf. Hershkovitz, 1955:653—654).

Ichthyomyine Group

The ichthyomine group is made up of 5 unrevised genera *(Ichthyomys, Rheomys, Anotomys, Neusticomys, Daptomys)* each with one or two valid species. It is represented in Hooper and Musser's material by three glandes of *Rheomys hartmanni.* According to these authorities (1964a:39), the organ of this species is well differentiated from that of others by a "unique assemblage of traits, but as appears usual among South American cricetines each single character is approached or matched in other species". In their dendrogram, Hooper and Musser (op. cit., p. 53) arbitrarily assign *Rheomys* to a position between *Nyctomys* and *Sigmodon* near the base of the main branch of South American cricetines.

[10] An available glans penis of *Holochilus brasiliensis* from Uruguay (AMNH 206 385) differs from that of *Oryzomys palustris* as described by Hooper and Musser (1964a:12—13, fig. 1 ab) by comparatively smaller size, paratoid lobes weakly defined, dorsal papilla smooth except for an apical spine, subapical lobule of urethral flap present as described for *O. palustris* and *Holochilus brasiliensis* but it is proportionately much larger than illustrated for either and it is invested with spines. According to Hooper and Musser, the urethral flap of all oryzomyines, and their specimens of *Holochilus brasiliensis* lack spines. In any case, a subapically lobulated flap is now known only in *Oryzomys palustris* and *Holochilus brasiliensis* among neotropical cricetines studied by Hooper and Musser. A similarly lobulated urethral flap (or process) appears to be present in *Neotoma alleni* (Hooper, 1960, pl. 8d) and in a number of microtines (Hooper and Hart, 1962). Evidently this structure with minor variations, has evolved independently in a number of lineages. Fundamentally, it does not differ from more symmetrically bilobed or trilobed urethral flaps, all derived from a simple flap.

Scapteromyine Group

Material examined by HOOPER and MUSSER (1964a:29) consists of 3 glandes from Argentine specimens labelled *Scapteromys aquaticus* and 2 imperfect glandes from Uruguay determined as *Scapteromys tumidus.* Descriptions and comparisons of the glandes of *Scapteromys tumidus* are given under a separate heading below. The genus, according to HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 29), is "set well apart in morphology of glans from all other South American examples at our disposal". The authors continue (op. cit., p. 42) "in *Scapteromys* as in *Nyctomys* there are characters which resemble those of neotomyines. For example, the single bacular mound together with the peculiar shapes of urethral flap and baculum are reminiscent of features seen in the North American *Xenomys nelsoni* and *Neotoma alleni* (HOOPER, 1960). That there are resemblances with neotomyines is apparent, and the possibility that *Scapteromys* as well as *Nyctomys* is related to those forms deserves consideration. Certainly they are annectent forms in the sense that their characters bridge much of the morphological gap between the neotomyines and South American cricetines."

In the next paragraph HOOPER and MUSSER make an about face and point out that "the possibility that the resemblance with neotomyines were independently acquired is also apparent. The vascular system appears to be like that of the mass of South American species, not of neotomyines; the trilobed bacular mound and underlying cartilaginous mass appear to be strictly comparable to the three mounds and digits of the compound baculum, not to the simple baculum of neotomyines; and the multilobed dorsal papilla [!] and four-pronged urethral flap are features that are typical of microtines and other forms with a compound baculum. On the whole, our specimens of *S. aquaticus* and *S. tumidus* fit morphologically nearer those of other South American species than those of neotomyines or other forms studied to date. Total evidence from glans and baculum suggests that *aquaticus* and *tumidus* are strongly differentiated relatives of the other 41 sampled species."

The total evidence for proving the allocation of *Scapteromys* with South American rather than North American cricetines is overwhelming. Recourse to phallic characters alone for evidence is interesting but nevertheless redundant. The prior and perhaps stronger suggestion made by HOOPER and MUSSER that *Scapteromys,* judged by phallic characters, might stand nearer North American *Xenomys* and *Neotoma,* contravenes all other morphological evidence and violates present concepts of the origin, evolution and dispersal of South American cricetines with particular reference to *Scapteromys.* Even the intimation of a singularly close relationship between *Scapteromys* and Middle American *Nyctomys* and its implementation in their dendrogram (p. 53) finds absolutely no support in non-phallic characters and is completely refuted by phallic characters. Simplification of the glans in *Scapteromys* is accomplished by suppression of the medial digit, in *Nyctomys* and peromyscines by elimination of the lateral digits.

Of particular interest in their estimate of *Scapteromys* and *Nyctomys* is the rare, if not unique, concesssion made by HOOPER and MUSSER that phallic similarities may be independently acquired.

Scapteromys tumidus

The following description of the glans penis is based on 3 fluid preserved specimens from Uruguay (fig. 10). Characters of the baculum are based on the 18 specimens (figs. 10—13) from Uruguay listed in Table 6.

Glans nearly twice as long as wide and laterally compressed (diameters x length in two specimens, 4.5 x 5.0 x 9.0 mm., 4.3 x 5.0 x 9.5 mm.; head and body length 167, 170 respectively); entire surface except crater walls densely set with spines; tapered

distal portion of glans furrowed longitudinally; skin of crater wall finely convoluted and distensible; bacular mound in one specimen simple and cirque-shaped with concavity dorsal (fig. 9 e) triangular and triple peaked in two specimens with ventral peak slightly higher than laterals peaks (fig. 10 a–b); finger-like dorsal papilla in depression of dorsal flank of bacular mound and studded with a large dorso-median spine; quadrilobate urethral flap slightly longer than wide, the inner lobes considerably narrower than outer and separated by a deep median cleft; lobes and tips and lateral borders of outer lobes of urethral flap spiny.

Baculum comparatively large, shovel-shaped and predominantly two-digitate, total length from three-fourths to nearly equal length of glans; base inflated often globose and defined from shaft by broadly sloping to sharply angled shoulders, dorsal surface convex, posterior border with or without a prominent median protrusion,

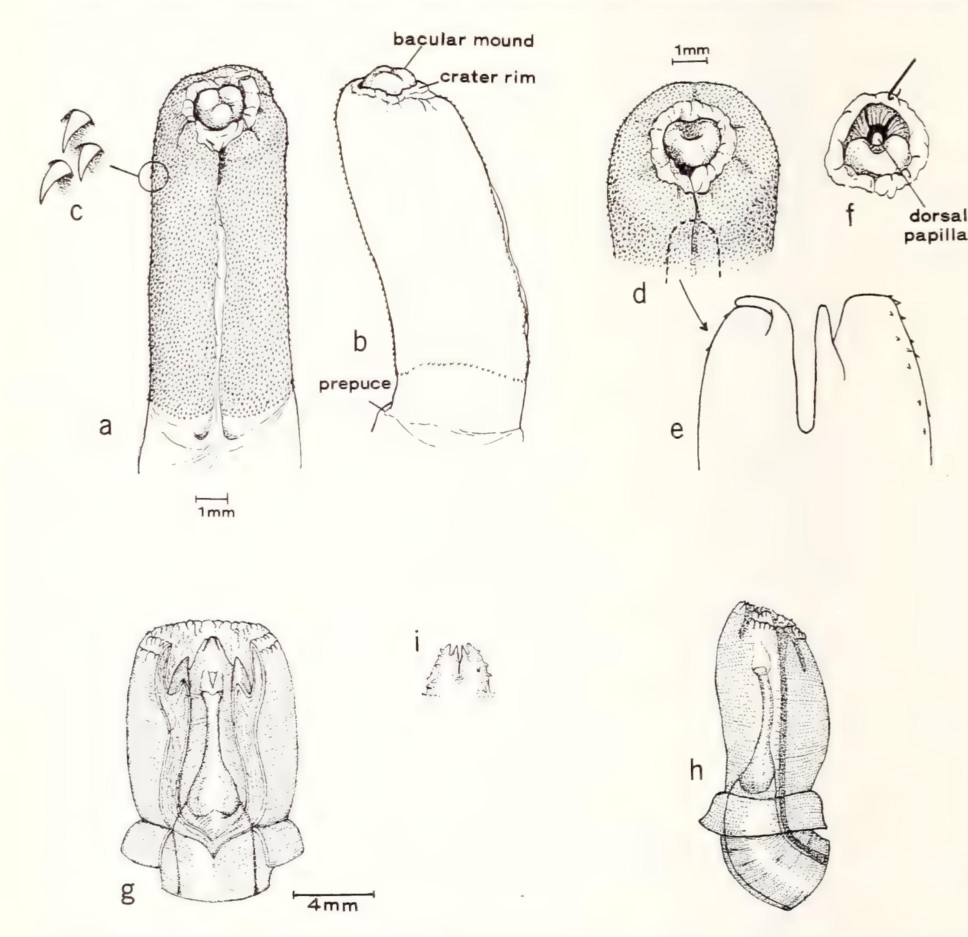


Fig. 10. Glans penis of *Scapteromys tumidus (a to f* from Uruguay); *a.* ventral surface (AMNH 206 226, Tropa Vieja, Canelones; head and body length, 170 mm.); *b.* same from right side; *c.* spines enlarged; *d.* glans penis, apical aspect (AMNH 206 211, Interbalneario, Km. 36, Canelones; head and body length, 167 mm.) showing bacular mounds in crater, broken lines show position and relative size of urethral flap; *e.* urethral flap from ventral surface, greatly enlarged, right side damaged and distorted; *f.* crater distended behind to expose dorsal papilla (diagramatic!); *g, h, i.* (from Argentina) ventral and lateral aspects of glans to same scale, and ventral aspect of urethral flap enlarged *(g–h* redrawn from Hooper und Musser, 1964a: figs. *a–c).*

rarely with a median concavity, ventral surface moderately concave to deeply and broadly hollowed; rounded shaft robust, dorsally bowed and frequently keeled ventrally, neck slightly constricted or, sometimes, with flattened lateral processes, head rounded and usually more or less bifurcate; distal bacular segment a relatively short, bud-shaped, four-peaked and dorsally concave matrix of diffuse cartilage; within matrix two densely cartilaginous digits each with a ventral prong or branch; third, or medial, digit greatly reduced, obsolete or, in most cases, absent; minute ossicles often present and usually scattered throughout cartilaginous envelope; bacular mound crescentic in horizontal outline with two lateral elevations corresponding to the lateral bacular digits or with a third, or ventral, elevation defined by thickly developed lateral digital prongs which approximate at mid ventral line (fig. 13).

Body cavity accessory reproductive glands. — The bulbourethral, ampullary, vesicular and prostates (dorsal, ventral and multilobate anterior) present; paired preputial glands large and expanded proximally in one adult examined, completely absent in two half grown individuals.

Remarks. — Simplification of the bacular complex in *Scapteromys* has advanced by fusion of the lateral digits and elimination of the medial. In *Phyllotis* and *Zygodontomys* (figs. 9) the medial digit may be absent in some individuals but the lateral digits remain free and well developed.

The glans of *Scapteromys* figured by Hooper and Musser (1964: 30, fig. 7b, c) and reproduced here (fig. 10) is about the same in size and general form as the three specimens described above but differs in some details. The dorsal papilla is said to be "situated in [sic] a ridge of the dorsal flank of the bacular mound. Lobules adjacent to the finger (these spine tipped in some specimens) may also be vascularly protractile parts of the papilla; if so the structure is compound (multilobulate)." In our specimens the dorsal papilla is simple and rests in a recess of the bacular mound. The distal portion of the urethral flap of Hooper and Musser's specimen is shown

Table 6

***Scapteromys tumidus:* measurements in millimeters of bacula arranged in order of decreasing size of the animals sampled**

AMNH No.	Locality	Baculum Total Length	Baculum Proximal Bone	Width	Head and Body	Greatest Length of Skull
206 244	Barra del Arroyo	7.8	6.7	2.5	197	40.4
206 208	36 km. E. Montevideo	7.8	6.8	3.2	194	—
206 270	3 km. E. Cardona	8.4	7.3	3.2	188	—
206 324	Río Tacuari	8.3	7.5	3.2	187	—
206 263	Río Santa Lucía	9.1	7.9	3.2	185	41.5
206 268	3 km. E. Cardona	8.4	7.3	3.2	184	—
206 283	3 km. E. Cardona	9.1	7.5	3.4	182	41.4
206 300	3 km. E. Cardona	7.3	6.1	2.9	181	41.2
206 319	Río Tacuari	8.0	7.1	3.1	180	40.0
206 316	Río Tacuari	7.7	6.8	3.2	180	39.8
206 322	Río Tacuari	7.3	6.2	2.8	170	39.7
206 273	3 km. E. Cardona	7.5	6.0	3.0	168	40.3
206 320	Río Tacuari	7.2	6.3	3.4	168	—
206 241	Estancia Las Marías	7.4	6.4	2.9	167	40.4
206 278	3 km. E. Cardona	6.9	6.1	2.5	167	—
206 246	Barra del Arroyo	6.5	6.0	1.4	167	—
206 330	Río Tacuari	8.0	6.2	3.0	162	40.9
206 274	3 km. E. Cardona	7.1	6.0	3.0	157	40.9
206 281 imm.	3 km. E. Cardona	5.7	4.8	1.6	149	—
206 217 imm.	36 km. E. Montevideo	5.9	4.7	1.8	146	36.6

(fig. 7b) divided into four nearly equal lobules. This contrasts with the small inner and much larger outer lobules of present specimens. Three samples examined by HOOPER and MUSSER are from Buenos Aires (possibly Punta Lara), Argentina and identified as *Scapteromys aquaticus.* The two specimens from Canelones, Uruguay, determined as *Scapteromys tumidus,* are said to be similar to *aquaticus* but "may differ in regard to dorsal papilla and shape of bone (a midventral keel and larger, laterally expanded head in the examples of *tumidus.*" The difference "in regard to dorsal papilla is not indicated while and the differences in shape of baculum are individual variables. MASSOIA and FORNES (1964:283) find the penises and bacula of Uruguayan and Argentine swamp rats indistinguishable.

HOOPER and MUSSER (p. 30) regard the baculum of *Scapteromys* as "short". This may be an inadvertent error. The mean length of three specimens of *Scapteromys* is given (op. cit., p. 8) as 6.9 mm. This dimension is exceeded by the measurements of only 3 or 4 of the 39 tabulated forms. The means and extremes of 16 bacula of fully adult specimens at hand (Table 6) are 7.6 (6.9—9.1). Only *Thomasomys aureus* with glans length given by HOOPER and MUSSER (loc. cit.) as 12.6 mm., is longer. It seems from these figures that two of HOOPER and MUSSER's three specimens may be immature. The sample they figure (op. cit., p. 4, fig. 7c) and reproduced here (fig. 10) is certainly an immature. If by "short" HOOPER and MUSSER mean the ratio of glans

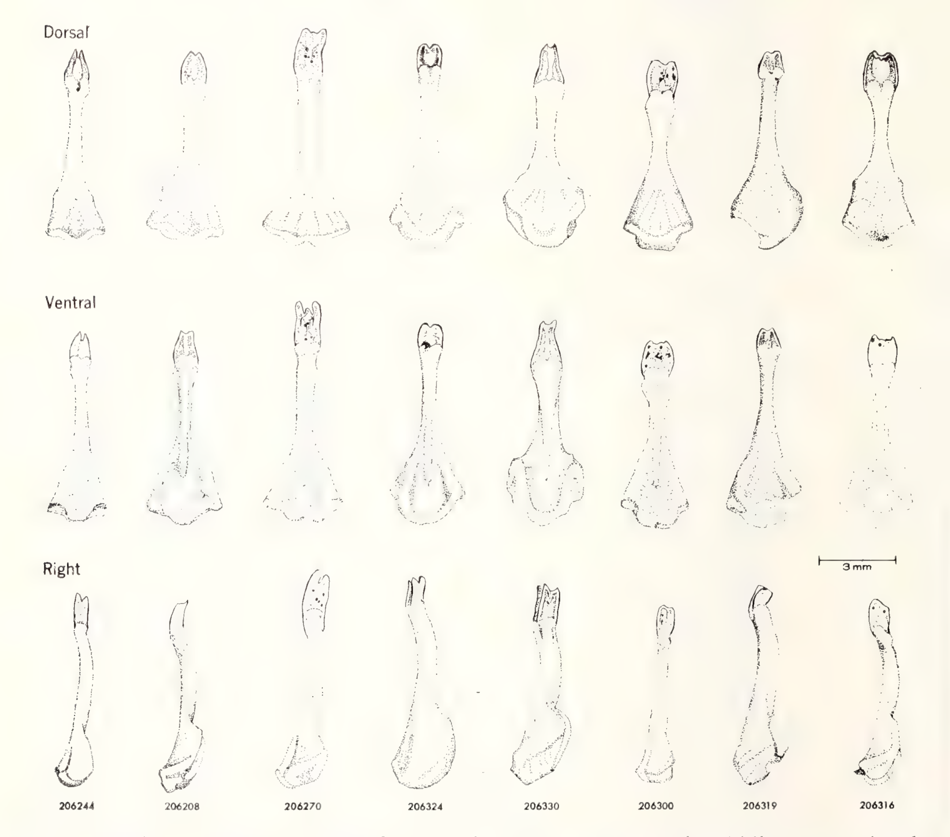


Fig. 11. Bacula of *Scapteromys tumidus,* dorsal (upper row), ventral (middle row) and right lateral (lower row) (continued in fig. 12 opposite); samples arranged in order of length of head and body, or skull. See pages 132, 133 for details. Samples cleared in KOH and stained with alizarin; all specimens in the American Museum of Natural History.

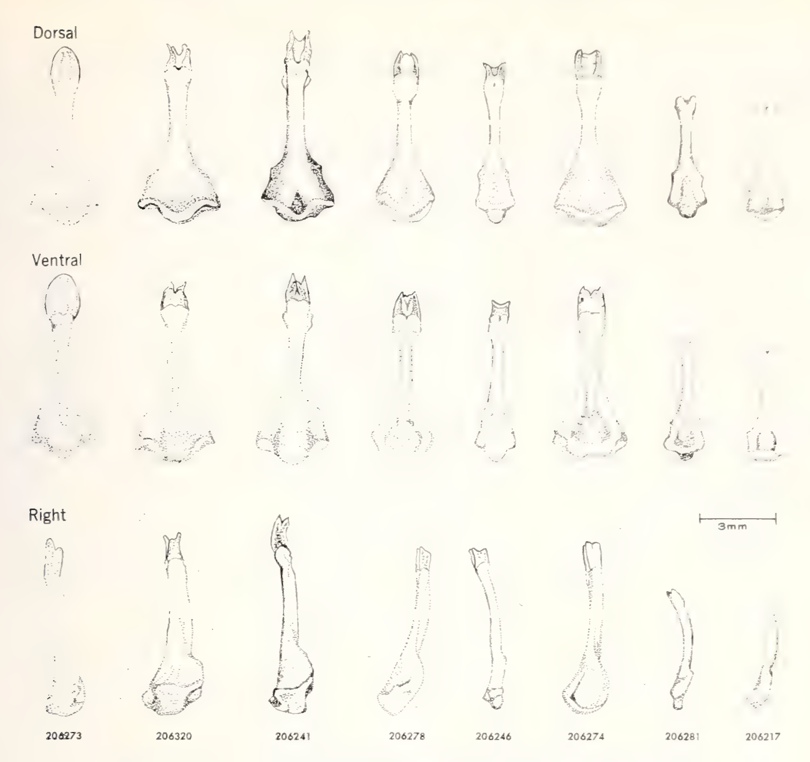


Fig. 12. Bacula of *Scapteromys tumidus* continued from fig. 11.

length to hind foot length (op. cit., p. 10) they inadvertently distort the true relationships. In *Scapteromys* it is not the penis that is short but the hind foot that is long (cf. op. cit., table 8) and there is no intrinsic taxonomic value in the proportion of foot length to penis length.

Oryzomyine Group

Oryzomyines studied by Hooper and Musser are represented by a greater number of glans penises from more species than any other group. The sampled species belong to 6 of the approximately 13 currently recognized oryzomyine genera and subgenera. Their phallic characters are described as fairly homogenous but "weakly characterized" (Hooper and Musser, 1964a:12). My studies of non-phallic characters of thousands of oryzomyines representing all known species convince me that oryzomyines constitute one of the most sharply defined multigeneric groups of murids. The assemblage is a classic example of high diversification with low suppression or distortion of stem characters (cf. Hershkovitz, 1944:12–13; 1960:514).

Neacomys (guianae 4 glandes + 1 defective; *spinosus*, 2 defective) is sharply defined from all cricetines by its spiny pelage. Otherwise, it is distinctly oryzomyine and most nearly like *Oligoryzomys* in cranial, dental and external characters. Phallic characters as described by Hooper and Musser (op. cit., p. 17) fall in line with this estimate.

Nectomys is represented by 2 glandes of the referred species *N. (Sigmodontomys) alfari.* Its phallus is described (op. cit., p. 19) as resembling that of "*Oryzomys*

caliginosus and, especially, O. *alfaroi* . . . [The species] is unique among these and all other oryzomyines examined, however, in the nature of the spiny investiture of the glans." Judged by non-phallic characters, relationship between *N. alfari* and other species of the "*alfaroi* subgroup" is remote. The crucial comparison yet to be made is with the glans penis of type species *Nectomys squamipes*. Pending this and an overall revision of the oryzomyine group, the systematic position of *Sigmodontomys*, whether as subgenus of *Nectomys* or *Oryzomys*, remains unsettled (cf. HERSHKOVITZ, 1948:54, footnote 1).

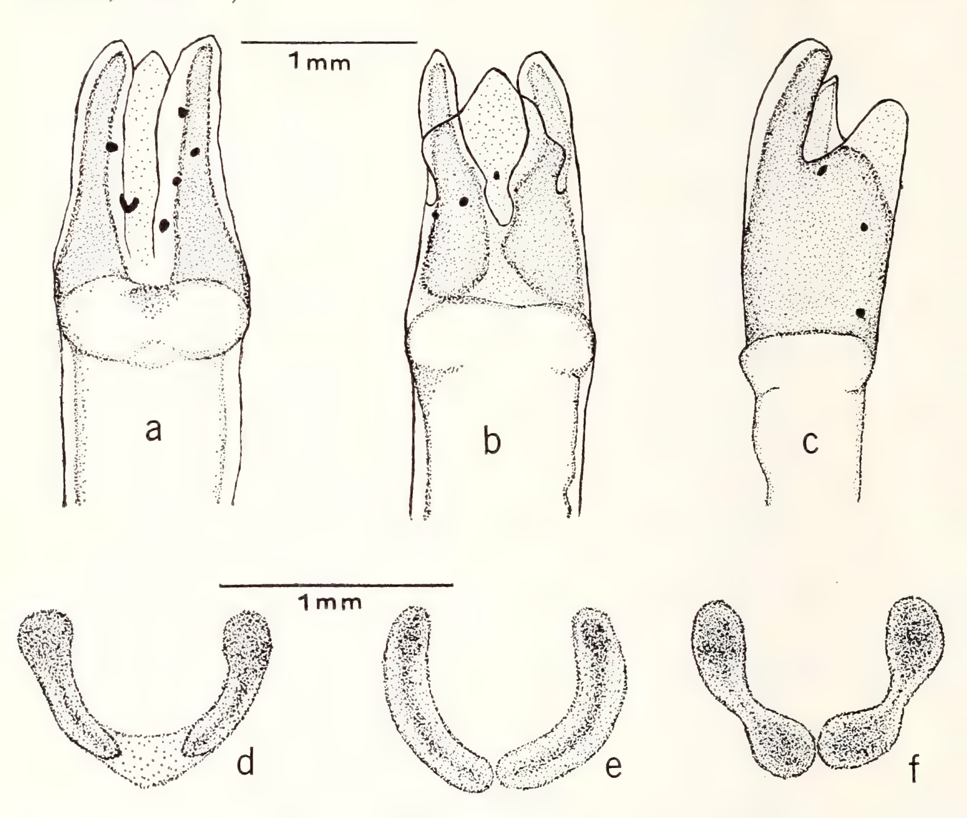


Fig. 13. Baculum of *Scapteromys tumidus* (Uruguay); distal digital portion; *a–c.* dorsal, ventral and right aspects of AMNH 206 270; *d.* apical aspect of same, concavity dorsal; *e.* AMNH 206 208; *f.* AMNH 206 241. Stippling corresponds to density of cartilage, ossicles shown in black; specimens cleared in KOH and stained with alizarin. For additional specimen data see page 133.

Oryzomys

Using glans morphology as the basis, HOOPER and MUSSER (1964a:12) arrange their samples of *Oryzomys* by listing them in two divisions, the "*albigularis* subgroup" and the "*alfaroi* subgroup." For purposes of elucidation and convenience of reference and discussion, I list the members of each "subgroup" systematically. The species name is followed by the number of glandes studied plus (+) the number of defective or otherwise unsuitable glandes also taken into account by HOOPER and MUSSER. I add the approximate geographic range for the full species. Locality data for each specimen examined is provided by HOOPER and MUSSER (op. cit., pp. 5–6).

"*albigularis* **subgroup**"

Oryzomys (s. g.)

palustris (3 + 2) : Southeastern U. S. *(palustris* complex) and lowlands of México and Middle America to northern Panamá *(cousi* complex).

albigularis [11] (11 + 1): Highlands of Costa Rica and bordering parts of Panamá *(devius),* western Panamá *(pirrensis)* and subtropical and temperate zone forests of Colombia, Venezuela, Ecuador, Peru and northern Bolivia.

devius (2): A race of *albigularis.* See above.

capito (9): Tropical forests of western Costa Rica, Panamá *(talamancae)* and South America.

Oecomys (s. g.)

concolor (6 + 1): Tropical and subtropical forests of Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Peru, Bolivia, Brazil, Venezuela, Trinidad and Guianas.

Oligoryzomys (s. g.)

nigripes (1 + 1): Tropical to temperate zone forests and bordering savannas of Middle America *(fulvescens)* and South America *(nigripes* complex).

fulvescens (2 listed on p. 5, op. cit., 9 on p. 8): A race or species of the *nigripes* complex.

flavescens (3): A race of *nigripes.*

longicaudatus (4): A race of *nigripes.*

"*alfaroi* **subgroup**"

Oryzomys (s. g.)

alfaroi (3 + 2): Tropical to subtropical forests of Middle and South America.

melanotis (0 + 1): Lowlands of México.

Melanomys (s. g.)

caliginosus (16 + 16): Tropical to subtropical forests of Central America, Colombia and Ecuador.

The above arrangement shows that insofar as recognized species are concerned male phallic characters support the union of *devius* with *albigularis* ("closely similar") and of *flavescens, fulvescens* and *longicaudatus* with *nigripes* ("phallically similar if not identical"). Non-phallic characters hardly separate *Oryzomys alfaroi* from *O. melanotis* and Hooper and Musser's findings agree. *Oryzomys palustris,* as represented by samples from Florida, Georgia and Texas, is morphologically, geographically and historically well separated from all other species of *Oryzomys.* Hooper and Musser (op. cit., p. 45) conclude that this species stands "slightly apart from ... *[albigularis* and allies] and other oryzomyines [and] we view it as our sole representative of a minor subgroub of oryzomyines." Thus far, phallic characters harmonize with non-phallic characters and what is known or inferred of the evolution and dispersal of the species in question.

As for the remaining species, it appears that for purposes of taxonomy little reliance can be placed on their phallic characters or Hooper and Musser's interpretation of them. According to these authorities (op. cit., p. 45), "the [phallic] data do not support the subgeneric separation of *concolor* and *capito.*" This may be true but subgeneric separation of *concolor* is premised on comparisons with *Oryzomys*

[11] For the specific synonyms of *albigularis* see Hershkovitz (1944:72 and footnote). Cabrera (1961:380—383) recognizes most of them as nominal subspecies. Additional representatives of *albigularis* are *devius* Goldman, *villosus* J. A. Allen and *caracolus* Thomas. This last was inadvertently included by me (1960:544, footnote) among the specific synonyms of *Oryzomys laticeps* now *O. capito.* Cabrera (op. cit., p. 387) who read parts of the manuscript of my 1960 paper, followed suit and disposed of *caracolus* in the synonymy of *Oryzomys capito velutinus.* Pending comparisons with *O. albigularis meridensis* Thomas, the name of the northern Venezuelan form should stand as *Oryzomys albigularis caracolus* Thomas.

palustris, type of the genus *Oryzomys*. Hooper and Musser have already indicated that phallically *O. palustris* stands apart from other oryzomyines. Elsewhere (Hershkovitz, 1960) I have distinguished *Oecomys* as a subgenus on the basis of non-phallic characters. The same brief applies to subgenus *Oligoryzomys* which is taxonomically the most embroiled group of oryzomyines. *Oryzomys (Melanomys) caliginosus*, a member of the "*alfaroi* subgroup" of Hooper and Musser, shares many characters with other oryzomyines and its glans penis may resemble that of *alfaroi* more nearly than any others. Otherwise, *O. caliginosus* is one of the most distinctive species of the genus. *Nectomys (Sigmodontomys) alfaroi*, also included by Hooper and Musser (op. cit., pp. 16, 46) in the *alfaroi* group, is no less differentiated than *O. caliginosus*, albeit in other characters.

Separation of *alfaroi* in one subgroup from *capito* in another highlights the inconsistencies between a classification based on a portion of a single organ, and one based on information from many sources particularly a knowledge of variation within and between populations. *O. capito* (or *talamancae*) and *O. alfaroi* can be distinguished by size and subtle cranial and dental characters where they are sympatric in Central America. In western Colombia and Ecuador the differences between *capito* and the smaller *alfaroi* become suspiciously narrow until in northern Peru *alfaroi* (now called *nitidus*) equals *capito* in all dimensions. Other differences remain tenuous or become insignificant. In the upper Amazonian region of tropical Ecuador and Peru, external, cranial and dental characters of the two evenly proportioned species persist in some populations, are recombined in others and in still others are randomly distributed without polarization toward one or the other phenotype. The same interplay of variabilities reappears in northeastern Brazil where the *alfaroi* type is known as *oniscus*. In southeastern Brazil the shifting roles of *capito* and *alfaroi* are enacted under the names *laticeps* and *intermedius*. Another nominal species, *Oryzomys lamia*, known from southern Brazil and Misiones, Argentina, enters as a third protagonist in this evolutionary interplay.

The *capito-alfaroi* patterns of variation and dispersal indicate that divergence began in South America, perhaps in the upper Amazonian valley. Invasion of Middle America by a population of either the "*alfaroi*" or "*capito*" chain provided conditions for speciation in isolation. Subsequent invasion of Middle America by representatives of the other chain completed a circular overlap with the ends of both chains most highly differentiated and completely isolated reproductively. This isolation may have had its beginnings in phallic variation and selection among individuals of the ancestral population.

Holochilus brasiliensis, according to Hooper and Musser is also an oryzomyine, perhaps an *Oryzomys* of the "*albigularis* subgroup". These authors (op. cit., p. 45) conclude that the "striking and apparently fundamental resemblance [in phallic characters] of *Holochilus* and *Oryzomys* suggests that the position of *Holochilus* be reexamined with the thoughts in mind that it may be a well differentiated oryzomyine rather than a sigmodont". The presumption that the quintessence of muroid taxonomy resides in a single character or a small part of a small organ should also be reexamined with the thought in mind that the name *Holochilus brasiliensis* may represent a multitude of very real and variable organisms with a long history in time and space rather than one or a few glans penises preserved in a vial. For my discussion of the status of *Holochilus brasiliensis*, see page 129, above.

Penis Types in Murid Taxonomy

Studies of the male phallus by Hooper and associates led to the recognition of two basic phallic types within the Muridae. These are the complex and simple. The

complex penis, they show, contains a baculum with typically three terminal digits and paired sac-like sinuses of the spongy tissue of the glans. This type obtains in murines, gerbillines, Old World cricetines, microtines, South American cricetines and probably others including otomyines and dendromurines. The simple penis they distinguished by the absence of lateral bacular digits and sacculations in the spongy vascular layer of the glans. This type characterizes a North American group of twelve genera arranged by HOOPER and MUSSER (1964a:54) in two intimately related tribes. These are the peromyscines with *Peromyscus, Reithrodontomys, Onychomys, Baiomys, Scotinomys, Ochrotomys* and *Neotomodon* and the neotomyines with *Nelsonia, Ototylomys, Tylomys, Neotoma* and *Xenomys*[12].

Simple and complex phallic types are not restricted to murids and neither type, so far as it has been described, distinguishes any murid taxon from all others. Peromyscines (including neotomyines), with simple penises, may be the one murid assemblage best defined by phallic characters. Nevertheless, HOOPER and MUSSER demonstrate simple or intermediate phallic types among Old World "cricetines" *(Mysopalax, Mystromys),* Neotropical "cricetines" *(Nyctomys, Scapteromys),* "microtines" *(Discrostonyx,* some species of *Microtus, Ellobius,* cf. HOOPER and HART, 1962) and nesomyines *(Macrotarsomys).* They allude (op. cit., p. 53) to a simple type penis among murines but found none in their samples (op cit., p. 51). With the simple penis originating independently in all assemblages of murids (and Rodentia in general) it is not unreasonable to question whether the "neotomyines-peromyscines" of HOOPER und MUSSER represent a monophyletic group or an unnatural aggregation of two or more phallically convergent generic groups. ARATA (1964:27, fig. 9) using accessory reproductive glands as criteria arranges 7 of the 12 Holarctic cricetines with simple phalli into 4 groups which cut across the "peromyscines-neotomyines" of HOOPER and MUSSER.

Among murids with predominantly complex phalli, the Murinae, according to HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 52), are most sharply defined. They list "15 murines of 12 genera or subgenera" (p. 50) as having been examined but describe none. Characters given for the collective are not impressive while the phallus of one genus, *Lophuromys,* is said to be aberrant. The phalli of hundreds of murine species yet to be studied will undoubtedly include many more "aberrations".

The Gerbillinae, conclude HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 52), "belong together in regard to structure of phallus. Although distinctive, they resemble microtines and Old World cricetines." No supporting evidence is offered and no more information is given except for the statement that 4 samples of 3 genera were examined.

Seven Old World cricetines are said to have been studied. Their phalli are not described but the organs of *Myospalax* and *Mystromys* are said to be simple. HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 54) suggest that these two genera may not be true cricetines.

The Microtinae are "characterized by ventral shield, crater rim papillae, and other features of glans and baculum [HOOPER and MUSSER, p. 52]." Elsewhere (HOOPER and HART, 1962:8, 54; HOOPER, 1962:4) it is said that crater rim papillae and a ventral shield are not constant microtine features.

A relatively small number of South American cricetines are described in detail (see above). Their phallic characters, according to HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 54), "tie them to each of the preceding assemblages", i. e., murines, gerbillines,

[12] These twelve genera were first distinguished as simple penis types and arranged by HOOPER (1960) in four groups. In the same paper and in another published the previous year, HOOPER defined the complex and simple phallic types but alluded (1959:9) to "several basic patterns" of phalli in cricetines alone. The present critique is of the comprehensive and culminating HOOPER and MUSSER work wherein these authors temper earlier judgments.

microtines and Old World cricetines. The total evidence and particularly the characters of *Nyctomys* indicate rather that South American cricetines are much more nearly related to peromyscines.

The taxonomic value of male phallic characters in defining the Muridae as understood by HOOPER and MUSSER has not yet been properly assessed. Nevertheless, unity of the erstwhile unnaturally separated Cricetidae and Muridae of current classifications (cf. SIMPSON, 1945:83, 205; WOOD, 1955:176) is supported by phallic data although conclusively proven by other evidence most notably of the skull and teeth.

Present knowledge of phallic characters is also inadequate for defining the primary divisions of the family Muridae. No one phallic type is peculiar to any murid subfamily or coordinate assemblage. Rejection in the 18th century typological manner of phallically "non-typical" species does not enhance the taxonomic value of phallic characters for the remaining members of that group. Indeed, phallic characters of "non-typical" forms probably prove that differences between complex and simple types may be tenuous if not intergrading.

The value of phallic characters as adjuncts for defining certain genera and for distinguishing many species, providing limits of variation are known, is not questioned. HOOPER and associates have proven beyond doubt that wherever possible, appreciation of phallic characters must be a standard procedure in muroid taxonomy.

Interrelationships of Murid Subgroups

The possible relationship of Old World cricetines, South American cricetines, microtines, gerbillines, murines and "peromyscines-neotomyines", based solely on characters of the glans penis are exhibited by HOOPER and MUSSER in the form of a dendrogram (1964a:53, fig. 8a).

If a time dimension is implied by the curving direction taken by the main stem and branches of the dendrogram then the arrangement of the subfamilial hierarchies clashes with much that is known of the evolution, dispersal and morphology of murids. For all their diversity, South American cricetines, living and fossil, include the most primitively structured murids. They are not most recently evolved as indicated in the dendrogram. On the other hand, living hamsters are highly evolved and far removed from near the base of the murid line where they are placed by HOOPER and MUSSER.

The simple penis "peromyscines-neotomyines" are shown forming a dichotomy with the complex penis cricetines of South America and like them ranked equally with the recognized subfamilies of Muridae. Why HOOPER and MUSSER fail to formalize analogous dichotomies of Old World assemblages where both phallic types also occur is not clear. However, there is no need for ambiguity here. HOOPER and MUSSER (op. cit., p. 52) argue convincingly that the „plain pene seen in some microtines, murines, South American cricetines and Old World cricetines are secondarily simple, derived from a complex-penis ancestral stock that gave rise to this mass of muroids. Similarly the glandes of peromyscines and neotomyines then should also be considered as results of secondary reduction and loss of parts." In the absence of non-phallic evidence to the contrary it seems that each simple penis species or species group is best classified with the likely subfamily or tribe of its origin. Peromyscines (including neotomyines) are phallically specialized offshoots of the ancestral South American[13] cricetine stock. Peromyscines may have originated near the

[13] South American is used here in a generic and not a geographic sense. The ancestral South American cricetine stock was certainly North American, possibly Middle American.

base of the thomasomyine line (cf. HERSHKOVITZ, 1962:20) which includes *Nyctomys*. Phallically, they are farther removed from the bulk of South American cricetines than either *Nyctomys* or scapteromyines. Otherwise peromyscines and South American cricetines are essentially of a kind and familial and subfamilial distinction between them (cf. HOOPER, 1959:10; 1960:20) is not indicated. However, should a community of trenchent phallic and non-phallic characters be demonstrated for all peromyscines the propriety of tribal separation from Neotropical cricetines with complex phalli would be difficult to assail.

HOOPER and MUSSER (fig. 8b) also use a dendrogram for showing the interrelationship between genera of Neotropical cricetines. Their arrangement, based on phallic characters only, makes a shambles of previous classifications founded on non-phallic characters. Their methods and data are critically reviewed in preceding sections.

Phallic Evolution: The Lock and Key Hypothesis

The penis is designed for delivery of sperm in the female genital tract in a manner that insures fertilization of the egg. The penis is adapted to the size, shape, location and topography of the vagina and cervix, to the position and gravitational orientation of both male and female in coitus and to the normal habitat of the species during the breeding cycle or season. The mammalian penis also serves for marking the territory and for social and sexual display. These manifestations, however, are not universal and have not been studied in the rodents with which we are particularly concerned.

The elaborate glans penises of murids include devices which presumably inhibit premature withdrawal of the penis and reduce loss of semen deposited in the female genital tract. Theoretically, backwardly directed spines of the penial shaft deter withdrawal by the female. Climactic or second stage ballooning of the glans before and during orgasm likewise inhibits withdrawal by the male. The baculum facilitates maximum penetration and provides for firm fixation of the glans during and after the act. The waxy copulatory plug secreted through the urinary meatus prevents drain of semen from the vagina. Bleeding of the female genital tract from injuries caused by male phallic spines possibly facilitates movement of spermatozoa into the uterus and subsequent clotting may seal them in. The roles of urethral flaps, dorsal papilla and other specializations of the glans are not precisely known. They may be erectile, sensory or both while the urethral flaps may also control the ejaculation. All parts of the male phallus, however, may not be functionally oriented toward successful reproduction. Some organs may exert negative effects in particular cases and some mutations may contribute to sexual frustration and incompatibility.

The most important process in the evolution of the murid glans penis is reduction of the baculum from a complex three digit organ to a simple or single digit organ. Corresponding modifications usually take place in the bacular mounds. At the same time some acessory organs become reduced or lost, others enlarged and more complex and still others may appear as new. Simplification of the baculum, whether incipient or advanced, originates independently in all major groups of living murids. The process is continuous, irreversible and probably responds to selective pressures exerted by the female genital tract.

Simplification may proceed by reduction and elimination of the lateral digits as seems to have occurred in peromyscines, some murines (BITTERA, 1918:414) microtines (HOOPER and HART, 1962:23) and Nyctomys (HOOPER and MUSSER, 1964:22), by fusion of all digits as observed in *Scapteromys* (infra, p. 133, figs. 10—13) and by reduction and elimination of the middle digit resulting in a two-pronged baculum as noted in some *Scapteromys* and in individuals of *Phyllotis darwini* and *Zygo-*

dontomys brevicauda (infra, p. 128, fig 9). Evolution of the one-, two-, and three-pronged bacula are strangely analogous to the evolution of odd and even-toed feet in ungulates and they are no less adaptive.

Simple erection of the glans is requisite for intromission of the penis into the vagina. Secondary or second stage inflation of the glans simultaneous with pro-

Plate 10. Skulls of *Kunsia:* A. *Kunsia tomentosus tomentosus,* adult; (San Joaquín, Bolivia); B. *Kunsia t. tomentosus,* juvenal cotype of *gnambiquarae* Miranda Ribeiro (Chapada, Brazil); C. *Kunsia fronto chacoensis,* type (Río de Oro, Argentina).



Plate 11. Skulls of *Scapteromys tumidus* from 3 km. east of Cardona, Uruguay; A. adult; B. juvenal; C. adult.

pulsion of the bacular complex and spreading of the bacular mounds (cf. BITTERA, 1918, pl. 3, fig. 12) facilitate passage of the glans through the cervix and ejaculation of sperm into the uterus. The complex glans penis is generally shorter than the simple glans and, presumably, is adapted to a short cervix. The longer glans of the simple penis presumably must negotiate a longer more elaborate cervix. Evolution of the simple penis from the complex may well be a response to selective pressures exerted by increasing elaboration of uterus and cervix. Hypothetically, at least, there exists a lock and key relationship between female and male genital tracts. The evolving uterus confers an advantage to the penis which unlocks the cervix and delivers the sperm.

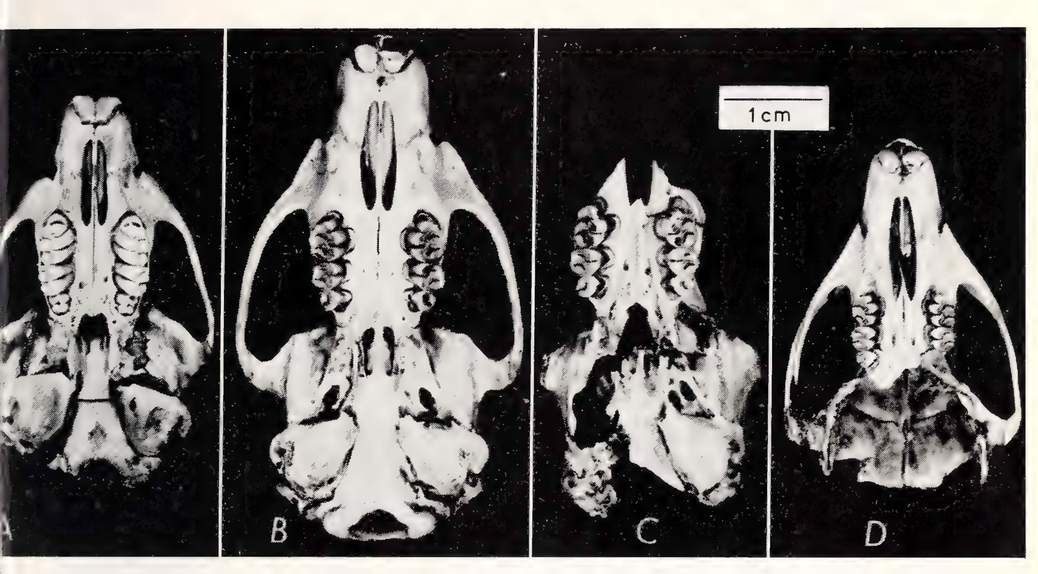


Plate 12. Skulls of *Kunsia:* A. *Kunsia tomentosus tomentosus,* juvenal cotype of *gnambiquarae;* B. adult (Bolivia); C. adult, type of *tomentosus* Lichtenstein; C. *fronto chacoensis,* type.



Plate 13. Skulls of *Scapteromys tumidus* from 3 km. east of Cardona, Uruguay: A. juvenal, B–D. adults.

Summary

Scapteromyines are long-clawed palustrine, subaquatic and fossorial cricetine rodents confined to marshes, savannas and savanna-forest regions of southern Brazil, north-eastern Bolivia, most of Uruguay and the banks of the lower Ríos Paraná-Uruguay and Río de La Plata in Argentina. The genus *Scapteromys* comprises a single species, *S. tumidus.* The second scapteromyine genus, *Kunsia* (new), comprises *K. fronto* and *K. tomentosus,* which is the largest living cricetine. Modern scapteromyines are believed to have diverged from a moderately fossorial ancestor of akodont origin. *Scapteromys* invaded the bottomlands and became slightly shrew-like and adapted for subaquatic life. Its ancestral fossorial equipment has become attenuated or diverted to other uses. For example, the long claws, originally used for digging now serve primarily for seizing earthworm prey and for climbing into shrubs and trees during high floods. Parallel evolution between *Scapteromys* and similarly long-clawed oxymycterines is noted. *Kunsia,* on the other hand, has become frankly gopher-like with increasing specialization of the body, especially the head, teeth, feet and tail, for digging.

Part II discusses male phallic characters in murid, particularly cricetine, taxonomy. Some of the data is derived from the glans penises and bacula of *Scapteromys tumidus* and a few other South American cricetines. Most of the information used in the discussion, however, is contained in a series of papers on the glans penis by Hooper and his collaborators, especially Hooper and Musser (1964a). Two murid penis types are distinguished. The complex penis characterized by a three-pronged baculum is most primitive. It occurs in Old World and South American cricetines, gerbillines, microtines, murines and other murid groups not yet well studied. The simple penis, distinguished by a single-pronged baculum, is derived from the complex penis type. It characterizes twelve essentially Holarctic genera of cricetines known as the peromyscine group. Simplified or intermediate phalli also occur in one or more species of the otherwise complex penis groups of murids and a simple penis is common among non-murids. Evidently, the simple penis has arisen independently in all major assemblages of murids. The process of simplification is continuous, and irreversible. The result is a lock and key relationship produced by reciprocal selective pressures and responses between male and female genital tracts. Simplification of the penis may proceed

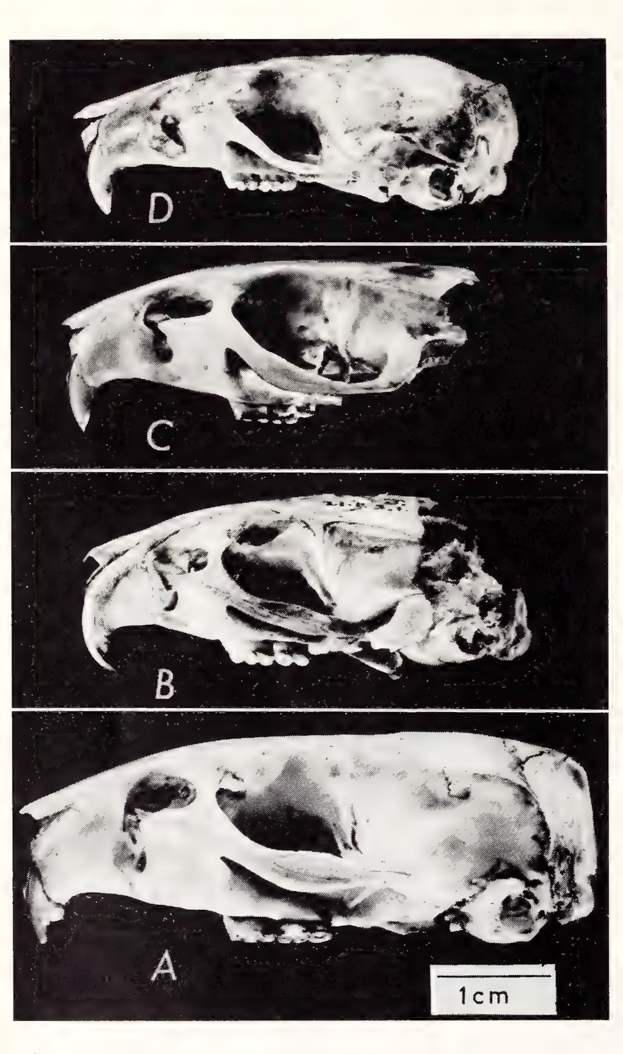


Plate 14. Skulls of scapteromyines: A. *Kunsia tomentosus tomentosus,* adult (Bolivia); B. juvenal, cotype of *gnambiquarae;* C. *Kunsia fronto chacoensis,* type; D. *Scapteromys tumidus* (3 km. east of Cardona, Uruguay).

by fusion of all bacular digits, by reduction and elimination of the lateral digits or by reduction and elimination of the middle digit only and fusion of the laterals. The several convergent paths leading to a simple penis suggest that the peromyscine group may be polyphyletic.

Hooper and Musser (1964a) have assayed a classification of South American cricetines based on phallic characters only which makes a shambles of previous classifications founded on all the evidence. These authors' approach to systematics is strictly typological. They take no account of individual, local or geographic variations of the organ. Homology and homoplasy are not distinguished and they exclude from consideration the accumulated knowledge of the whole organism, its origin, evolution and dispersal.

A reexamination of current concepts of interrelationships between South American cricetines is made in the light of phallic characters defined by Hooper and Musser. It is found that the glans penis is not the taxonomic touchstone these authorities believe it to be. Nevertheless, characters of the organ prove to be valuable adjuncts in the definition of many, perhaps most, species and genera of cricetines.

Zusammenfassung

Scapteromyinae sind langkrallige, sumpfbewohnende, subaquatische und grabende cricetine Rodentier, die auf Sümpfe, Savannen und Savannenwald-Regionen von Süd-Brasilien, Nordost-Bolivien, den größten Teil von Uruguay und die Ufer des Rio Paraná in Uruguay und des Rio de la Plata in Argentinien beschränkt sind. Das Genus *Scapteromys* enthält nur eine einzige Species, *S. tumidus.* Das zweite scapteromyine Genus, *Kunsia* (gen. nov.) umfaßt *K. fronto* und *K. tomentosus,* den größten lebenden Cricetinen. Man nimmt an, daß die modernen Scapteromyinae sich abzweigten von in begrenztem Umfang grabenden Vorfahren akodonten Ursprungs. *Scapteromys* drang in die flachen Flußufer ein und wurde annähernd spitzmausartig und dem Wasserleben angepaßt. Die überkommene, dem Graben angepaßte

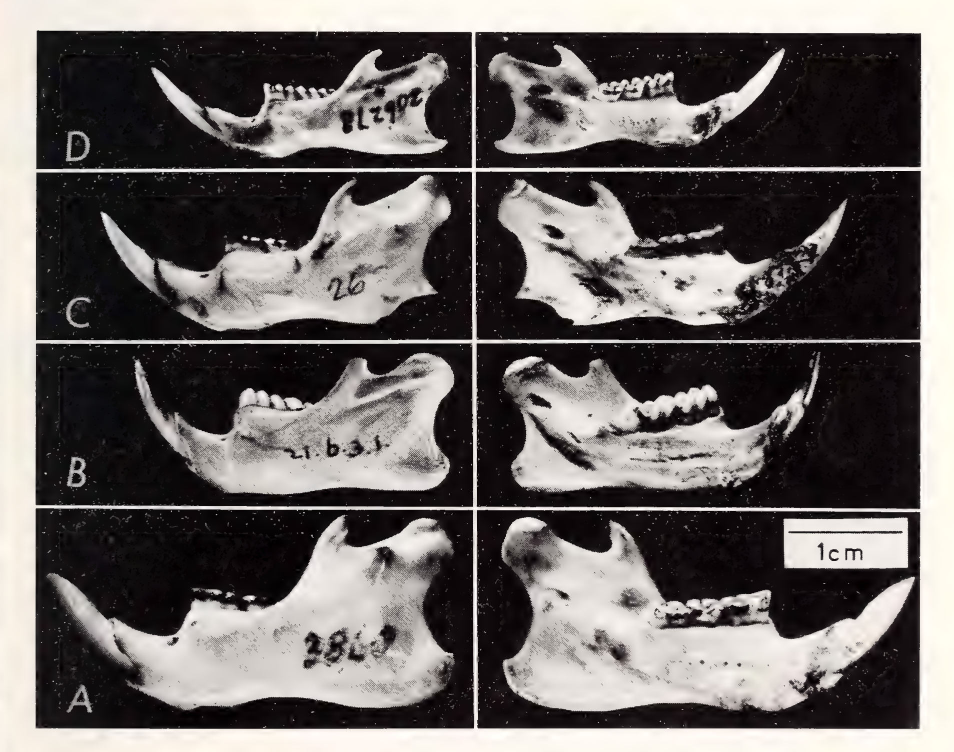


Plate 15. Mandibles of scapteromyines: A. *Kunsia tomentosus tomentosus* adult (Bolivia); B. juvenal, cotype of *gnambiquarae;* C. *Kunsia fronto chacoensis,* type; D. *Scapteromys tumidus* (3 km. east of Cardona, Uruguay).

Ausrüstung wurde weitgehend rückgebildet und anderen Zwecken dienstbar gemacht, so z. B. dienen die langen, ursprünglich zum Graben benutzten Krallen jetzt hauptsächlich dazu, Regenwürmer auszuwühlen und während des Hochwassers in Büsche und Bäume zu klettern. Parallelentwicklungen zwischen *Scapteromys* und ähnlich langkralligen Oxymycterinen werden angeführt. *Kunsia* andererseits wurde Gopher-ähnlich (Wühlratten-ähnlich) mit zunehmender Spezialisierung des Körpers, besonders des Kopfes, der Zähne und des Schwanzes zum Graben.

Im zweiten Teil der Arbeit wird der männliche Phallus-Character bei den Muriden, besonders den Cricetinen in bezug auf die Taxonomie diskutiert. Einige Daten wurden durch Glans und Baculum von *Scapteromys tumidus* gewonnen, desgleichen von einigen anderen südamerikanischen Cricetinen. Die meisten der in dieser Diskussion vorgebrachten Daten jedoch sind niedergelegt in einer Serie von Arbeiten über die Glans penis von Hooper und seinen Mitarbeitern, besonders Hooper and Musser (1964a). Es werden zwei muride Penis-

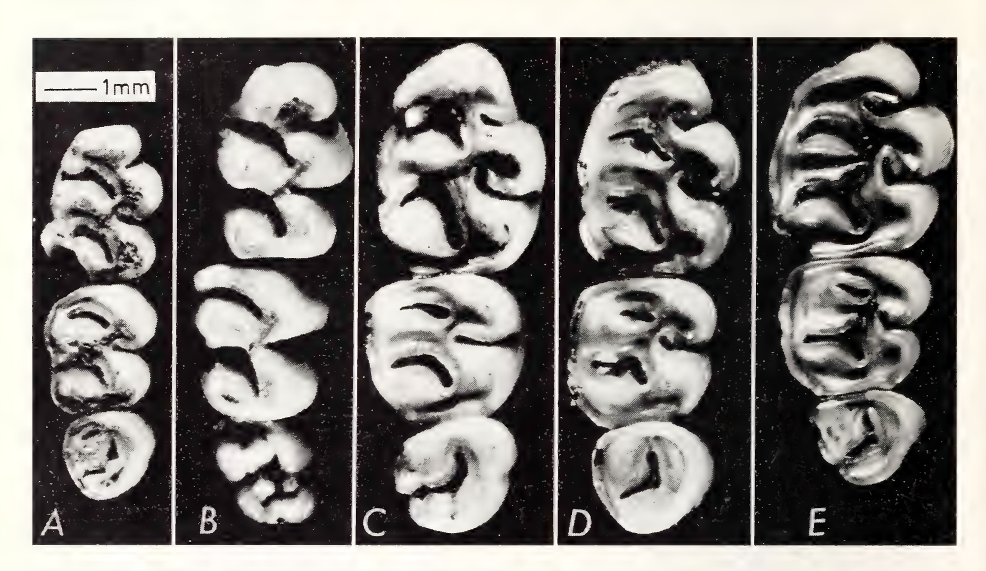


Plate 16. Right upper molars of scapteromyines: A. *Kunsia fronto chacoensis,* type; B. *Kunsia tomentosus tomentosus,* juvenal, cotype of *gnambiquarae;* C. *K. tomentosus,* type; D–E. adults (Bolivia).

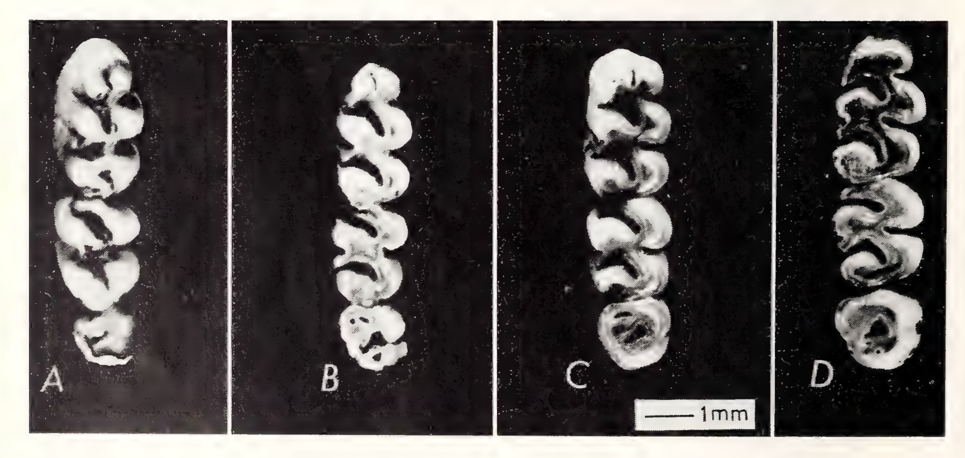


Plate 17. Right upper molars of *Scapteromys tumidus;* A. juvenal; B–D. adults (of same individuals shown in pl. 13).

Typen unterschieden. Der complexe Penis, charakterisiert durch ein dreifingriges Baculum, ist das primitivste. Es kommt vor in altweltlichen und in südamerikanischen Cricetinen, Gerbilliden, Microtinen, Murinen und anderen noch nicht gut untersuchten Murinen-Gruppen. Der einfache Penis, ausgezeichnet durch ein einspitziges Baculum, hat sich aus dem complexen Penistyp entwickelt. Es charakterisiert 12 im wesentlichen holarktische cricetine Genera, die als peromyscine Gruppe bekannt sind. Einfache oder intermediäre Phalli kommen ebenfalls vor bei einer oder mehreren Arten der sonst mit complexem Penis versehenen muriden Gruppen, auch ist ein einfacher Penis bei Nichtmuriden ganz allgemein. Offenbar hat sich der einfache Penis bei allen wichtigeren Muriden-Gruppen unabhängig entwickelt. Der Vereinfachungsprozeß hält an und ist irreversibel. Das Ergebnis ist eine Schloß-Schlüssel-Beziehung der männlichen und weiblichen Genitalien zueinander. Vereinfachung des Penis kann vor sich

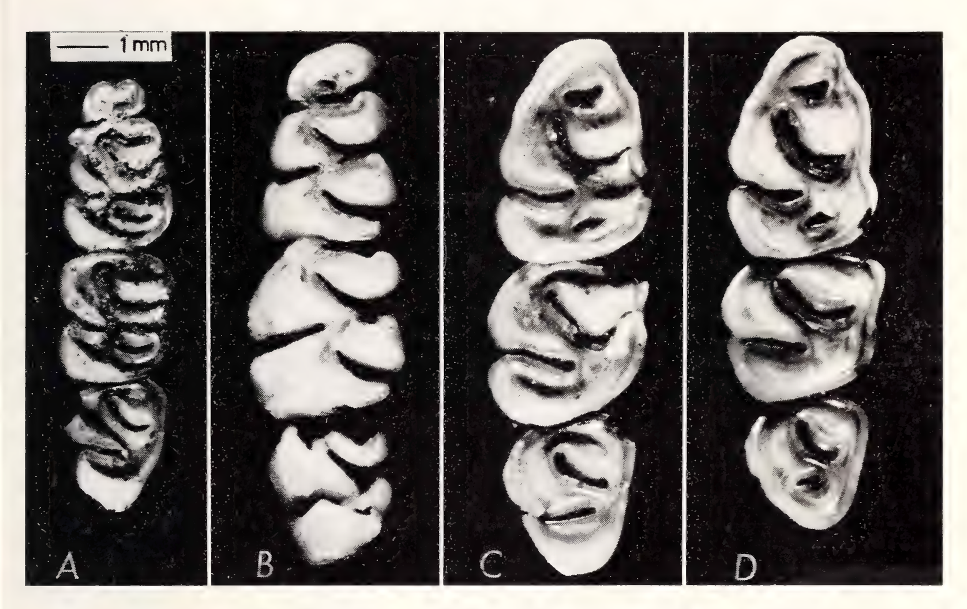


Plate 18. Left lower molars of *Kunsia:* A. *Kunsia fronto chacoensis,* type, B. *Kunsia tomentosus tomentosus,* juvenal cotype of *gnambiquarae;* C–D. adults (Bolivia).

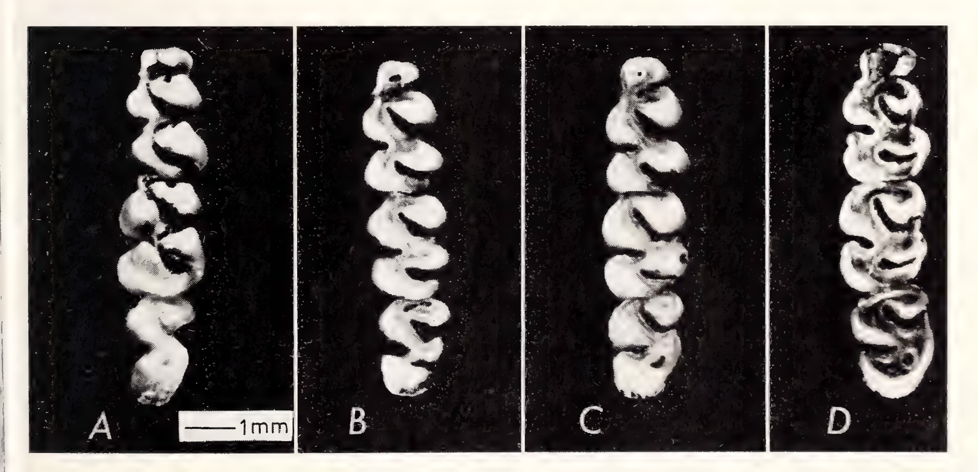


Plate 19. Left lower molars of *Scapteromys tumidus;* A. juvenal; B–D. adults (of same individual shown in pl. 17).

gehen durch Fusion aller 3 Finger des Baculums, durch Reduktion und Elimination der seitlichen Finger, oder durch Reduktion und Elimination nur des mittleren Fingers und Verschmelzen der beiden seitlichen. Die verschiedenen konvergenten Wege, die zu einem einfachen Penis führen, legen, die Vermutung nahe, daß die peromiscine Gruppe polyphyletischen Ursprungs sein dürfte.

Hooper and Musser (1964a) haben versucht, eine Klassifikation der südamerikanischen Cricetinen nur nach den Verhältnissen der Phalli aufzustellen. Aber ihr Ergebnis widerspricht allen auf andere morphologische Tatsachen gestützten Klassifikationen. Die Autoren gehen die Systematik strikt typologisch an. Sie beachten keine individuellen, lokalen oder geographischen Variationen dieses Organs. Homologie und Homoplasie werden nicht unterschieden, und sie eliminieren aus ihren Betrachtungen die ganze bisherige Kenntnis vom ganzen Organismus, seinem Ursprung, seiner Entwicklung und Verbreitung.

Es wurde eine erneute Untersuchung der gängigen Auffassungen über Verwandtschaftsbeziehungen zwischen südamerikanischen Cricetinen unternommen und zwar unter Berücksichtigung der Phallus-Charaktere, wie sie von Hooper and Musser definiert werden. Es erwies sich, daß die glans penis nicht der taxonomische Prüfstein ist, wie diese Autoren galuben. Nichtsdestoweniger erweisen sich die Charaktere dieses Organs als wertvolle Hilfe bei der Definition von vielen, vielleicht den meisten, Arten und Gattungen der Cricetinen.

Literature

Arata, Andrew, A. (1964): The anatomy and taxonomic significance of the male accessory reproductive glands of muroid rodents. Bull. Florida State Museum, Biol. Sci., 9, (1):42 pp., 9 figs.

Avila Pires, Fernando de (1960): Roedores colecionados na região de Lagôa Santa, Minas Gerais, Brasil. Arq. Mus. Nac., Rio de Janeiro, 50:25—43, 1 pl.

Bittera, Julius, V. (1918): Einiges über die männlichen Copulationsorgane der Muriden und deren systematische Bedeutung. Zool. Jahrb., Syst. Abt., 41:399—418, pl. 3.

Cabrera, Angel (1961): Catálogo de los mamíferos de America del Sur. Pt. II., Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia", Cienc. Zool., 4, (2):I—XXI + 309—732, frontispiece (author's portrait).

Ellerman, John R. (1941): The families and genera of living rodents, Family Muridae, British Museum (Natural History), XII + 690 pp., 50 figs.

Gyldenstolpe, Nils (1932): A new *Scapteromys* from Chaco Austral, Argentine. Ark. Zool., 24 B, (1):2 pp.

Hershkovitz, Philip (1944): A systematic review of the Neotropical water rats of the genus *Nectomys* (Cricetinae). Univ. Michigan Mus. Zool., Misc. Publ. no. 58:88 pp., 4 pls., 5 figs., 2 maps.

Hershkovitz, Philip (1948): Mammals of Northern Colombia, Preliminary report no. 3: Water rats (genus *Nectomys),* with supplemental notes on related forms. Proc. U. S. Nat. Mus., 98:49—56.

Hershkovitz, Philip (1955): South American marsh rats genus *Holochilus* with a summary cf sigmodont rodents. Fieldiana: Zool., 37:639—673, figs. 139—144, pls. 17—29.

Hershkovitz, Philip (1960): Mammals of northern Colombia, Preliminary report no 8: Arboreal rice rats, a systematic revision of the subgenus *Oecomys,* genus *Oryzomys.* Proc. U. S. Nat. Mus., 110:513—568, 6 figs., 12 pls.

Hershkovitz, Philip (1962): Evolution of neotropical cricetine rodents (Muridae) with special reference to the phyllotine group. Fieldiana: Zool., 46:1—524, frontispiece + 123 figs.

Hooper, Emmet T. (1958): The male phallus in mice of the genus *Peromyscus.* Univ. Michigan Mus. Zool. Misc. Publ. no. 105:24 pp., 1 fig., 14 pls.

Hooper, Emmet T. (1959): The glans penis in five genera of cricetid rodents. Univ. Mich., Mus. Zool. Occ. Pap. no. 613:11 pp., 5 pls.

Hooper, Emmet T. (1960): The glans penis in *Neotoma* (Rodentia) and allied genera. Univ. Mich. Mus. Zool. Occ. Pap. no. 618:22 pps. 11 pls.

Hooper, Emmet T. (1962): The glans penis in *Sigmodon, Sigmomys* and *Reithrodon* (Rodentia, Cricetinae). Univ. Mich. Mus. Zool. Occ. Pap. no. 625:11 pp., 2 figs.

Hooper, Emmet T., and Hart, Barbara S. (1962): A synopsis of North American microtine rodents. Univ. Michigan Mus. Zool. Misc. Publ. no. 120:68 pp., 11 figs.

Hooper, Emmet T., and Musser, Guy G. (1964a): The glans penis in neotropical cricetines (family Muridae) with comments on classification of muroid rodents. Mus. Zool. Univ. Michigan Mus. Zool. Misc. Publ. no. 123:57 pp., 9 figs.

Hooper, Emmet T., and Musser, Guy G. (1964b): Notes on classification of the rodent genus *Peromyscus.* Univ. Michigan Mus. Zool. Occ. Paps. no. 635:13 pp., 1 fig.

LUND, PETER WILHELM (1841): Tillaeg til de to sidste Afhandlinger over Brasiliens Dyreverden för sidste Jordomvaeltning. K. Danske Vid. Selsk, Skr. Naturvid. og mathem. Afh., 8:275—296, pls. 25—27.

LUND, PETER WILHELM (1950): Memórias sobre a paleontologia brasileira [translated from the Danish with comments by CARLOS DE PAULA COUTO]. Inst Nac. Livro Min. Educ. Saude, Rio de Janeiro, 589 pp., frontispiece and introductory plate + 56 pls.

MASSOIA, ELIO (1961): Notas sobre los cricétidos de la selva marginal de Punta Lara (Mammalia, Rodentia). Publ. Mus. Munic. Cienc. Nat. Trad., Mar del Plata, 1, (4): 114—134, 3 figs.

MASSOIA, ELIO, and FORNES, ABEL (1964): Notas sobre el genero *Scapteromys* (Rodentia-Cricetidae). I. Sistematica, distribución geográfica y rasgos etoecológicos de *Scapteromys tumidus* (Waterhouse). Physis, 24, (68):279—297, 6 figs.

MIRANDA RIBEIRO, ALIPIO DE (1914): Historia natural. Zoologia. Mammiferos. Commisão de Linhas Telegraphicas Estrategicas de Matto Grosso ao Amazonas, no. 13, Annexo no. 5:49 + 3pp., 25 pls.

PAULA COUTO, CARLOS DE (1950): See LUND, PETER WILHELM, 1950.

PEARSON, OLIVER P. (1958): A taxonomic revision of the rodent genus *Phyllotis*. Univ. California Publ. Zool., 56, (4):391—496, pls. 6—13.

PELZELN, AUGUST VON (1883): Brasilianische Säugetiere. Resultate von JOHANN NATTERER's Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. Verh. K. K. Zool.-Bot. Gesellsch., Wien, Beiheft, 33:1—140.

PETERS, WILHELM (1861): Über einige merkwürdige Nagethiere *(Spalacomys indicus, Mus tomentosus* and *Mus squamipes)* des Königl. Zoologischen Museums. Abh. K. Akad. Wiss. Berlin, Phys. Kl., 1860:139—156, 2 pls.

OSGOOD, WILFRED H. (1947): Cricetine rodents allied to *Phyllotis*. Journ. Mammal., 28:165—174.

POCOCK, REGINALD O. (1925): The external characters of the catarrhine monkeys and apes. Proc. Zool. Soc. London, pp. 1479—1579, 81 figs.

SIMPSON, GEORGE GAYLORD (1945): The principles of classification and a classification of mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., 85:XVI + 350 pp.

THOMAS, OLDFIELD 1917): On small mammals from the delta of the Paraná. Ann. Mag. Nat. Hist., (8), 20:95—100.

THOMAS, OLDFIELD (1920): New species of *Reithrodon, Abrocoma* and *Scapteromys* from Argentina. Ann. Mag. Nat. Hist., (9), 5:473—478.

WATERHOUSE, CHARLES R. (1839): The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle under the command of Captain FITZROY, R. N., during the years 1823 to 1836. Part 2, Mammalia, I + IX + V + 97 pp., 35 pls.

WINGE, HERLUF (1888): Jordfundne og nulevende Gnavere (Rodentia) fra Lagoa Santa, Minas Gerais, Brasilien. E Museo Lundii, 1, (3):1—178, 18 pls. (1887).

WINGE, HERLUF (1941): The interrelationships of the mammalian genera (Translated from Danish by E. DEICHMANN and G. M. ALLEN). 2. Rodentia, Carnivora, Primates. Copenhagen, 376 pp.

WOOD, ALBERT E. (1955): A revised classification of the rodents. Journ. Mammal., 36: 165—187.

Die Vorgeschichte der Einhufer[1]

Von Erich Thenius

Eingang des Ms. 11. 4. 1965

Einleitung

Die Einhufer sind gegenwärtig als Wildformen durch Zebras, Wildesel, Pferdeesel und Wildpferde in Afrika und Asien vertreten. Noch in historischer Zeit waren sie viel weiter verbreitet und auch in Europa heimisch. Abgesehen davon sind verschiedene Einhufer erst in jüngster Zeit gänzlich bzw. in freier Wildbahn ausgestorben oder richtiger gesagt, ausgerottet worden (Quagga, Atlas-Wildesel, mongolisches Wildpferd).

Doch nicht von der „Geschichte" der Einhufer in historischer Zeit soll hier die Rede sein, sondern von ihrer „Vorgeschichte", d. h. von ihrer *Fossilgeschichte.* Damit ist schon angedeutet, daß wir uns mit den Fossilfunden befassen wollen, die uns nicht nur Aufschluß über die einstige Verbreitung, sondern auch über die Entstehung und Herkunft der heutigen Einhufer zu geben vermögen.

Da die Fossilgeschichte der Einhufer zu der am besten belegten zählt, scheint eine derartige Darstellung wünschenswert, um so mehr als sie auch einen Einblick in den Verlauf der stammesgeschichtlichen Entwicklung des Lebewesens überhaupt zu vermitteln vermag. Freilich ist der Ablauf dieser Vorgeschichte mit verschiedenen Problemen verbunden, deren Lösung erst zum Teil gelungen ist: Eine Feststellung, die sich nicht zuletzt aus der Tatsache ergibt, daß von den Fossilien zwar fast immer Herkunft und geologisches Alter bekannt sind, die verwandtschaftlichen Beziehungen dagegen nicht direkt beweisbar, sondern nur deutbar sind. Durch die verschiedene Bewertung der einzelnen Merkmale ergeben sich auch unterschiedliche Auffassungen hinsichtlich der gegenseitigen verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Fossilformen und damit über den Ablauf der Stammesgeschichte überhaupt.

Abgesehen von derartigen Problemen ergeben sich solche auch hinsichtlich der Beurteilung des Aussehens und des einstigen Lebensraumes vorzeitlicher Pferde, worauf noch zurückgekommen sei.

Bevor wir jedoch auf die vorzeitlichen Funde und ihre Aussagen eingehen wollen, noch einige grundsätzliche Bemerkungen. Die Einhufer sind hochspezialisierte Angehörige der Huftiere. Ihre nächsten lebenden Verwandten sind die Tapire und die Nashörner, mit denen sie der Zoologe auf Grund zahlreicher gemeinsamer Merkmale (nicht nur der Unpaarzehigkeit wegen) zu den Unpaarhufern zusammenfaßt. Unter den heutigen Unpaarhufern sind die Einhufer oder Equiden die spezialisiertesten, die Tapire in vieler Hinsicht die ursprünglichsten Formen. Dennoch lassen sich beide, Tapire und Einhufer, auf gemeinsame Ahnenformen zurückführen. Diese, ursprünglich nur auf Grund der lebenden Arten vertretene Annahme konnte durch Fossilfunde bestätigt werden.

Was sind Fossilfunde überhaupt? Fossilien sind Reste „vorzeitlicher" Lebewesen,

[1] Dieser Beitrag, der dem Andenken an den leider viel zu früh von uns gegangenen Prof. Dr. Otto Antonius gewidmet ist, entstand über Anregung von Frau Dr. h. c. Erna Mohr, da das ursprüngliche, vor fast drei Jahrzehnten abgefaßte und als Erläuterung zu den Rekonstruktionsbildern gedachte Manuskript aus der Hand von O. Antonius zum Großteil überholt war. Die hier reproduzierten Lebensbilder wurden unter der Leitung von Prof. Antonius von akad. Maler Prof. Franz Roubal ausgeführt.

d. h. von Organismen, die in der „Vorzeit" lebten, wobei unter „Vorzeit" der Wissenschaftler die *vor* der geologischen Gegenwart (= Holozän) verflossene Zeitspanne versteht. Demgegenüber bezeichnet man die Lebewesen der geologischen Gegenwart, die vor annähernd 10000 Jahren begann, als rezent. Ist diese Unterscheidung zwar im wesentlichen zeitlich bedingt, so lehrt die Praxis, daß der sog. Erhaltungszustand der Fossilien wesentlich andere Untersuchungsmethoden als in der Zoologie erfordert.

Was ist nun von fossilen Lebewesen erhalten und welche Aussagekraft besitzen Fossilien überhaupt? Es sind infolge der Fossilisationsbedingungen fast ausschließlich Hartteile, die uns Zeugnis geben von vorzeitlichen Organismen. Weichteile jeglicher Art sind nur unter besonders günstigen Umständen fossil erhalten, wie dies etwa die jungeiszeitlichen Mammutkadaver aus dem Frostboden Sibiriens bzw. Alaskas belegen. D. h., der Paläontologe, also der Wissenschaftler, der sich mit „vorzeitlichen" Lebewesen befaßt, ist praktisch auf Hartteile angewiesen, d. s. bei Wirbeltieren und damit natürlich auch bei Einhufern, Zahn- und Knochenreste.

In Anbetracht der Rekonstruktionsbilder vorzeitlicher Equiden erhebt sich selbstverständlich die Frage: Wie weit lassen sich aus dem Skelett Angaben über das Aussehen und zwar über Ohrenform, Behaarung, Mähne, Schwanzbildung und Färbung machen? Spielen doch bei der Unterscheidung der einzelnen rezenten Einhufer besonders diese Merkmale eine entscheidende Rolle. Nun, dazu ist zu sagen, daß derartige rein äußerliche Merkmale aus dem Skelett *nicht* zu beurteilen sind. Andererseits ist die Unterscheidung der einzelnen Einhufer nicht nur an Hand äußerer Merkmale möglich, sondern auch am Skelett bzw. durch den Zahnbau. Erst dadurch ist überhaupt die Möglichkeit der wissenschaftlichen Auswertung fossiler Equidenreste gegeben. Freilich bedarf es oft einer äußerst subtilen Untersuchung bzw. eines größeren Materials, um zu einer definitiven Beurteilung der Fossilformen zu kommen. Wenn also auch über die habituellen Merkmale fossiler Equiden keine exakten Angaben gemacht werden können, so lassen sich doch begründete Vermutungen äußern, die im wesentlichen auf der Kenntnis ursprünglicher (= primitiver) bzw. abgeleiteter (= meist spezialisierter) Merkmale beruhen. Diese ergeben sich aus der verschiedenen Spezialisationshöhe der rezenten Einhufer: So sind etwa unter den Pferden eine aufrecht stehende Mähne, ein Aalstrich und ein Schulterkreuz primitive Kennzeichen bzw. solche von Wildformen. Da sich Zebras und Wildesel in verschiedenen Merkmalen ursprünglicher verhalten als die Wildpferde, kann die Fellstreifung der Zebras bzw. der „Esel"schwanz als ursprünglich gegenüber der einheitlichen Fellfärbung bei Wildpferden bzw. deren Schwanzform angesehen werden. Da sich verschiedene zebrine (= zebraartige) und asinide (= eselartige) Merkmale auch im Zahn- und Skelettbau ausprägen, sind aus solchen Resten bis zu einem gewissen Grad Rückschlüsse auf den Habitus möglich. Außerdem wird verschiedentlich aus dem gestreiften Jugendkleid primitiver Huftiere (z. B. Tapire) auf eine einstige, ähnliche Streifung auch der Alttiere geschlossen. Eine derartige Annahme übersieht jedoch, daß das Jugendkleid bzw. Jugendstadien nicht unbedingt stammesgeschichtlich ursprüngliche Verhältnisse widerspiegeln müssen, sondern daß sie mitunter nur als Ausdruck einer speziellen Funktion ohne phylogenetische Bedeutung (z. B. Schutzfärbung) anzusprechen sind.

Die Rekonstruktionsbilder selbst wurden unter der Anleitung von Prof. Dr. Otto Antonius, dem bekannten Hippologen und einstigen Leiter des Tiergartens Schönbrunn in Wien, von Prof. Franz Roubal ausgeführt, wobei für die Fellfärbung vielfach rezente Felle von Zuchtprodukten maßgebend waren. Da dabei auch versucht wurde, die einstige Umwelt, in der die verschiedenen vorzeitlichen Equiden gelebt haben, zu rekonstruieren, scheinen auch noch einige Hinweise zu diesem Thema angebracht.

Die Beurteilung des einstigen Lebensraumes und damit der Umwelt ausgestorbener Lebewesen läßt sich zwar nur selten direkt durchführen, da der Grabesraum meist nicht

mit dem Lebensraum identisch ist, gehört jedoch zu den reizvollsten Aufgaben des Paläontologen.

Meist finden sich Fossilien dort, wo günstige Voraussetzungen für die Fossilwerdung gegeben sind, z. B. in Höhlen, in Spaltenfüllungen, in See- und Meeresablagerungen. Es sind dies Stellen der Erd„oberfläche", an denen meist rasche Sedimentation herrscht, die schließlich über eine entsprechend lange Zeitspanne hinweg zur Fossilisation, d. h. meist zur Versteinerung der im Sediment eingebetteten Reste der Lebewesen führt. So gibt es Fossilisationsbedingungen für Steppentiere bestenfalls an natürlichen Wasserstellen bzw. an Fluß- oder Seeufern, sofern nicht durch Katastrophen in Form von Überschwemmungen oder Vulkanausbrüchen mit Schlamm- und Sandmassen bzw. vulkanischen Aschen die Lebewesen an Ort und Stelle getötet, vom Sediment bedeckt und schließlich fossil werden.

In Anbetracht dieser Tatsachen ist die Beurteilung des einstigen Lebensraumes nur sehr bedingt aus dem Vorkommen und den Fundumständen möglich. Oft sind es jedoch die Knochen- und Zahnreste selbst, die eine diesbezügliche Auswertung gestatten.

Es ist eine alte Erfahrungstatsache, daß jedes Lebewesen seiner Umwelt — wenn auch in verschieden hohem Grade — angepaßt ist, d. h., daß derartige Anpassungsmerkmale Rückschlüsse auf die Ernährungs- und Fortbewegungsweise und damit indirekt auf den Lebensraum zulassen. Sind die rezenten Equiden als Einhufer durchwegs Bewohner der offenen Landschaft (Savannen, Steppen, Halbwüsten) und als solche meist Herden- oder Rudeltiere, so waren die vorzeitlichen Equiden und zwar die alttertiären Formen meist waldbewohnende Laubfresser. Bei den Equiden läßt der Bau des Gebisses ohne weiteres erkennen, ob es sich um Laubäser oder Grasfresser handelt. Bei ersteren sind die Backenzähne niedrigkronig, bei letzteren hochkronig und zu richtigen Säulenzähnen umgestaltet. Durch die allerdings nur schrittweise vor sich gehende Umgestaltung des Gebisses wird selbstverständlich auch der Schädel (Verlängerung des Fazialschädels, Ausgestaltung des Jochbogens und der Hirnschädeloberfläche zum Ansatz der verstärkten Kaumuskulatur etc.) in Mitleidenschaft gezogen, so daß auch Schädelfragmente wichtige Hinweise auf die Ernährungsweise und damit auch auf den einstigen Lebensraum geben. Daß in diesem Zusammenhang auch der Bau der Gliedmaßen wichtig ist, dürfte verständlich sein. Aber selbst die Ausbildung der Sinnesorgane läßt wertvolle Schlußfolgerungen in dieser Hinsicht zu. Meist sind außer den genannten Kriterien auch noch entsprechende Hinweise durch die „Begleitfauna" gegeben, vorausgesetzt, daß diese auch tatsächlich zeitgenössische Formen umfaßt und nicht nur nachträglich zusammengeschwemmte Reste von Tieren verschiedener Lebensräume. Eine Trennung derartiger heterogener Komponenten ist freilich Aufgabe des Wissenschaftlers.

Die ältesten Equiden

Die geologisch ältesten Equiden sind aus dem Eozän Europas und Nordamerikas bekannt. Ihre Reste wurden ursprünglich unter verschiedenem Namen beschrieben, nämlich als *Hyracotherium* die europäischen, als *Eohippus* („Pferd der Morgenröte" = Eozän) die nordamerikanischen. Erst spätere Untersuchungen zeigten, daß die geringfügigen Unterschiede zwischen den damaligen europäischen und nordamerikanischen Formen für eine derartige (gattungsmäßige) Trennung nicht ausreichen, wodurch dem zwar wenig treffenden, aber älteren Namen *Hyracotherium* Gültigkeit vor dem viel kennzeichnenderen Namen *Eohippus* zukommt. *Hyracotherium* wurden diese ältesten Equidenreste wegen ihrer vermeintlichen Ähnlichkeit mit Klippschliefern (*Hyrax* und verwandte Formen) genannt (s. Cooper 1932, Simpson 1952).

Die europäischen Funde stammen aus dem sog. Sparnacien, die nordamerikanischen aus dem sog. Wasatchian. Beide Schichtglieder sind annähernd gleichzeitig entstandene

Bildungen und entsprechen der älteren Eozänzeit. Sie wurden vor mehr als 50 Millionen Jahren abgelagert, zu einer Zeit, in der in Mitteleuropa noch Palmen und Krokodile, Riesenschlangen und Halbaffen existierten, wie sie gegenwärtig in verwandten Formen nur aus tropischen Gebieten bekannt sind. Es war die Zeit des Alttertiärs, also die ältere Braunkohlenzeit, zu der ausgedehnte, aus zahllosen Holzgewächsen bestehende Urwälder fast das ganze – mehr einem Archipel vergleichbare – damalige europäische Festland bedeckten, die eine von der gegenwärtigen europäischen Fauna völlig abweichende Tierwelt beherbergten. Damals gab es weder Einhufer noch Hirsche, Rinder oder Antilopen, weder Bären, Füchse, Löwen oder Hyänen. Es mag daher verständlich erscheinen, daß diese Urpferdchen, wie die Hyracotherien auch genannt werden, in ihrem Aussehen keineswegs an Pferde oder sonstige Einhufer erinnerten, sondern durch den vermutlich niedrig getragenen Kopf mit spitzer Schnauze und dem gewölbten Rücken im äußeren Habitus vielmehr mit Zwerghirschen oder Duckerantilopen verglichen werden können. Es waren katzen- bis fuchsgroße Buschschlüpfer mit schlanken Beinen, deren Pfoten vorne vier-, hinten dreizehig waren. Von richtigen Hufen kann nicht gesprochen werden, da die Endzehenglieder stumpfe Nägel getragen haben. Die Augen saßen viel weiter vorne, als wir es von den Einhufern gewöhnt sind, die Augenhöhle war nicht, wie bei diesen, durch eine Knochenspange geschlossen. Die Backenzähne sind keine prismatischen, mit Marken versehenen Säulen, sondern niedrigkronige Höckerzähne, der Biß dementsprechend rein quetschend. Das Gehirn, dessen Gesamtgestalt in Form von Endocranialausgüssen (= Ausfüllungen der Hirnhöhle) erhalten ist, zeigt keinerlei Ähnlichkeiten mit einem Pferdegehirn, sondern erinnert viel mehr an jenes von Beuteltieren bzw. Insektenfressern.

Im Bau der Gliedmaßen bestanden noch weitere wesentliche Unterschiede gegenüber den Einhufern. Abgesehen von der Mehrzehigkeit waren beide Unterarmknochen (Elle und Speiche) vollständig getrennt und voll ausgebildet, also nicht – bei Rückbildung der Elle – zu einem einheitlichen Knochen verwachsen. Auch im Unterschenkel waren beide Knochen (Schien- und Wadenbein) vollständig ausgebildet. Für die weitgehende Rückbildung des Wadenbeines, wie sie für die Einhufer so bezeichnend ist, findet sich noch keine Andeutung.

Überblickt man die aufgezählten Merkmale und damit die gewiß nicht wenigen Unterschiede gegenüber den heutigen Einhufern, so erhebt sich – nicht nur für den Wissenschaftler – zwangläufig die Frage, handelt es sich hier überhaupt um Equiden? Lassen sich die Hyracotherien überhaupt als Equiden klassifizieren bzw. können sie tatsächlich als die Ahnenformen der Einhufer angesehen werden? Nun, verschiedentlich werden die Hyracotherien auch nicht als Equiden, sondern als Vertreter einer eigenen Familie (Hyracotheriidae) gewertet. Von dieser etwas unterschiedlichen Bewertung in systematischer Hinsicht wird jedoch die stammesgeschichtliche Bedeutung der Hyracotherien nicht berührt. Sie sind nach ihrer Organisation so primitiv und unspezialisiert, daß von ihnen sämtliche übrige pferdeartigen Unpaarhufer abgeleitet werden können. Unter den Hyracotherien ist *Hyracotherium angustidens* als geologisch älteste Art aus den älteren Wasatchian auch der primitivste Hyracotheriine. Damit ist bereits vorausgesetzt, daß die Equiden, wie alle übrigen Lebewesen, eine stammesgeschichtliche Entwicklung erfahren haben, d. h., daß nicht nur die Einhufer erst im Laufe der Zeit entstanden sind, sondern letztlich alle Unpaarhufer auf gemeinsame Ahnen zurückzuführen seien, wie dies oben bereits angedeutet wurde. Eine derartige gemeinsame Stammgruppe ist durch Fossilfunde auch aus dem älteren Tertiär nachgewiesen. Es sind dies die sog. Condylarthra oder Urhuftiere, die noch keinen ausgeprägten Huftiercharakter erkennen lassen. Allerdings fehlen derzeit noch die Bindeglieder, die einen lückenlosen Übergang von diesen Urhuftieren zu den ältesten Unpaarhufern herstellen würden. Da in den verhältnismäßig gut bekannten Ablagerungen des nordamerikanischen Paleozäns bisher keine Unpaarhufer gefunden wurden, liegt



Abb. 1 (oben). Urpferdchen *Hyracotherium* = *„Eohippus")* aus dem Alteozän Nordamerikas, von einem Urraubtier *(Oxyaena)* überfallen — *Abb. 2 (unten). Palaeotherium magnum* aus dem Jungeozän Europas (hier als tapirartiger Sumpfbewohner gedeutet)

die Annahme nahe, diese und damit auch die Hyracotherien, seien in Nordamerika von (Eur-)Asien eingewandert. Unter den Condylarthren entsprechen die mittel-paleozänen Phenacodontiden (z. B. *Tetraclaenodon*) morphologisch den Stammformen der Unpaarhufer.

Analysiert man nun die Hyracotherien, so zeigt sich, daß es keine Urhuftiere sind, sondern *echte Unpaarhufer* (Perissodactyla). Dies geht aus dem Bau der Extremitäten eindeutig hervor, indem stets der mittlere Zehenstrahl dominiert. Bei den Hyracotherien fehlt der 1. Zehenstrahl in der Hand völlig, im dreizehigen Fuß sind der 1. und 5. Zehenstrahl bis auf winzige Rudimente des Mittelfußes rückgebildet. Hand- und Fußwurzel zeigen den für Unpaarhufer im allgemeinen typischen Bau. Innerhalb der Unpaarhufer, die gegenwärtig nur mehr durch Tapire, Nashörner und Einhufer vertreten werden, zeigt der Bau des Schädels bzw. des Gebisses grundsätzliche Übereinstimmung im Bauplan, jedoch verschiedene „Tendenzen" innerhalb der einzelnen genannten Gruppen. Auf diese Weise lassen sich die Einhufer bzw. die Equiden nicht nur von den Tapiren und Nashörnern trennen, sondern auch von den ausgestorbenen Brontotherien und den mit sogenannten Hufkrallen ausgestatteten sonderbaren Chalicotherien. So läßt der Bau der Backenzähne bei *Hyracotherium* bereits die für die geologisch jüngeren Equiden charakteristischen Eigentümlichkeiten ahnen, die in der Anlage des sog. lophoselenodonten Zahnmusters bestehen. Dieses unterscheidet sich grundsätzlich vom bilophodonten Tapirgebiß, vom rein lophodonten Nashorngebiß bzw. vom bunoselenodonten Zahnmuster der Brontotherien und Chalicotherien. Gegenüber dem als hippomorph, also pferdeartig, zu bezeichnenden Gebiß waren die Gliedmaßen der Hyracotherien von den gleichzeitig lebenden tapir- und nashornartigen Unpaarhufern (z. B. *Heptodon, Hyrachyus*) praktisch nicht zu unterscheiden.

Abschließend können wir festhalten, daß die Hyracotherien vermutlich paarweise oder in Familienverbänden lebende laubäsende, kleine Urwaldbewohner waren, die noch nicht in sämtlichen Merkmalen (z. B. Gehirn) den Huftier- bzw. Unpaarhuferstatus erreicht hatten. Diese Feststellung ist, wie wir noch sehen werden, von grundsätzlicher Bedeutung. Damit wollen wir uns aber den geologisch jüngeren Equiden zuwenden.

Waren im älteren Eozän die nordamerikanischen Pferdeartigen *(„Eohippus")* nicht von den europäischen *(Hyracotherium)* zu unterscheiden, so müssen wir für das übrige Alttertiär (mittleres und jüngeres Eozän, Oligozän) feststellen, daß nunmehr in beiden Kontinenten verschiedene Gattungen auftreten; eine nicht nur tiergeographisch interessante Feststellung, auf die noch zurückzukommen sei.

So sind von der aus den nordamerikanischen Bridgerschichten (Mittel-Eozän) beschriebenen Gattung *Orohippus* keinerlei Reste aus Europa bekannt geworden. Innerhalb dieser Gattung zeigt sich ein „trend", der zur sogenannten Molarisierung der Praemolaren (= vordere Backen- oder Lückenzähne) führt und der bei den geologisch jüngeren Equiden fortgesetzt wird. Diese Molarisierung, die bei der geologisch ältesten *Orohippus*-Art *(Orohippus pumilus = „atavus")* zunächst den rückwärtigsten Praemolaren (P^4) ergreift, erfaßt schließlich auch den 3. und 2. Praemolaren und führt zu einer Angleichung der im Umriß ursprünglich dreieckigen Lückenzähne an die vierseitigen Molaren und damit zu einer entsprechenden Vergrößerung der Kaufläche. Die Molarisierung des P^4 wird durch die Entstehung eines hinteren Innenhöckers (Hypoconus) erreicht, der zusammen mit dem hinteren Zwischenhöcker (Metaconulus) ein schräg nach hinten verlaufendes Querjoch bildet, wie es für die Molaren kennzeichnend ist. Am P^3 kommt dieses hintere Querjoch durch Verschiebung des Innenhöckers nach hinten unter Verlängerung des vorderen Zwischenhöckers (Protoconulus) nach innen zustande.

Im Bau des Hinterfußes unterscheidet sich *Orohippus* von *Hyracotherium* lediglich durch die völlige Reduktion der Rudimente des 1. und 5. Zehenstrahls und eine leichte

Verstärkung des 3. Zehenstrahls, was auch für den Vorderfuß gilt, dessen 5. Zehe, wenn auch schwächer, so doch noch funktionell ist. Im ganzen gesehen, kann *Orohippus* als nur wenig weiterentwickelter Nachkomme von *Hyracotherium* angesehen werden. *Orohippus pumilus* schließt sich morphologisch sehr eng an *Hyracotherium vasacciense*, des jüngeren Wasatchian an (KITTS 1957). Die bei *Orohippus* angebahnte Molarisierung der beiden rückwärtigen Praemolaren wird bei *Epihippus* der Uinta-Schichten (Jung-Eozän) vollendet und auch die Verstärkung der Mittelzehen geht weiter, so daß *Orohippus* als direkter Vorläufer von *Epihippus* betrachtet werden kann.

Die jungeozänen *Epihippus*-Arten waren nur wenig größer als die geologisch jüngsten *Orohippus*-Formen. Lassen sich also die mittel- und jungeozänen Equiden Nordamerikas als Angehörige eines *einzigen* Stammes werten, so ist im europäischen Eozän eine wesentlich größere Mannigfaltigkeit innerhalb der pferdeartigen Unpaarhufer festzustellen, die nur durch die Existenz mehrerer Stämme zu erklären ist.

Alttertiäre Seitenstämme

Die Angehörigen dieser Stämme unterscheiden sich im Bau des Schädels, des Gebisses und z. T. auch im Gliedmaßenskelett, so daß einige Gattungen *(Plagiolophus, Palaeotherium)* als eigene Familie (Palaeotheriidae) abgetrennt werden. *Plagiolophus* verhält sich im Gebiß konservativ, im Gliedmaßenskelett fortschrittlich, während es bei *Palaeotherium* umgekehrt ist.

Die Gattung *Palaeotherium* wurde bereits im Jahre 1804 durch den berühmten Zoologen und Paläontologen G. CUVIER aus den jungeozänen Gipsen des Montmartre in Paris eingehend beschrieben und im Habitus mit Tapiren verglichen. Wie wir heute wissen, waren die Palaeotherien in zahlreichen Arten im jüngeren Eozän Europas weit verbreitet und dürften weniger Sumpfbewohner als vielmehr Steppen- bzw. Savannenformen gewesen sein. Im Backenzahngebiß sind nämlich nicht nur wie bei den nordamerikanischen Eozän-Equiden die Praemolaren molarisiert, sondern auch deutliche Tendenzen zur Hochkronigkeit (Hypsodontie) vorhanden, wie sie unter den Equiden erst im Miozän auftreten. Bemerkenswert ist weiter, daß diese Palaeotherien mit dem Altoligozän völlig ausstarben, wodurch im jüngeren Alttertiär Europas überhaupt keine pferdeartigen Unpaarhufer existierten.

Zum Verständnis der Situation muß gesagt werden, daß im Tertiär und auch noch während der Eiszeit *zeitweise* eine landfeste Verbindung zwischen Ostasien und dem nordamerikanischen Kontinent über die heutige Beringstraße bestand. Dagegen verhinderte ein sich im Eozän östlich des Urals vom Nordmeer bis zur Tethys, dem damaligen Südmeer, erstreckender Meeresarm einen Faunenaustausch zwischen Europa und Asien. Diese Tatsache erklärt auch die Feststellung, daß die mittel- und jungeozänen Säugetierfaunen Ostasiens nähere Beziehungen zur nordamerikanischen aufweisen als zur europäischen. Europa war während des mittleren und jüngeren Eozäns „isoliert".

Weitere, wohl von *Hyracotherium* abstammende Equiden des europäischen Eozän sind als *Propachynolophus, Lophiotherium, Propalaeotherium* und *Anchilophus* bekannt (s. SAVAGE, RUSSELL & LOUIS 1965). Sie starben ohne Nachkommen am Ende des Eozäns aus.

Die nordamerikanischen Stammlinien

Damit wollen wir wieder nach Nordamerika zurückkehren. In den *Titanotherium*- (= Chadronian) und den *Oreodon*-Schichten (= Orellan), die dem älteren und mittleren Oligozän entsprechen, finden sich häufig Reste eines Equiden, der unter dem Namen *Mesohippus bairdi* beschrieben worden ist. Waren zwischen *Hyracotherium, Oro-*



Abb. 3 (oben). Nordamerikanische Oligozänpferde *(Mesohippus bairdi)* und Paarhufer *(Protoceras)*, verfolgt von einer Säbelzahnkatze *(Hoplophoneus)* — *Abb. 4 (unten). Miohippus* aus dem Jung-Oligozän Nordamerikas

hippus und *Eohippus* infolge mehr oder weniger fließender Übergänge kaum richtige Grenzen zwischen den einzelnen Gattungen zu ziehen, so läßt sich *Mesohippus* zwar deutlich von *Epihippus* trennen, doch sind die Unterschiede lediglich durch in gleicher Richtung verlaufende Fortentwicklung bedingt, die sich bereits bei den eozänen Equiden Nordamerikas anbahnte. Wir können daher mit Sicherheit annehmen, daß *Mesohippus* von einer eozänen *Epihippus*-Art abzuleiten ist. Die verschiedentlich geäußerte Annahme einer Einwanderung von *Mesohippus* aus Ostasien wird in keiner Weise gestützt.

Mesohippus zeigt im Bau des Schädels bereits Anklänge an die geologisch jüngeren Equiden. So ist der Schnauzenteil verlängert, die Augenhöhle dadurch scheinbar nach hinten verlagert, deren knöcherne Umrahmung zwar weiter, aber noch nicht völlig geschlossen ist. Sämtliche Praemolaren, mit Ausnahme des P^1, sind molarisiert und entsprechen durch Größenzunahme dimensionell durchaus den Molaren. Elle und Speiche sind weitgehend verwachsen, das in Rückbildung begriffene Wadenbein legt sich in der distalen Hälfte an das Schienbein an. Am Vorderfuß ist die 5. Zehe bis auf ein winziges Rudiment des Mittelfußknochens geschwunden, d. h. *Mesohippus* war vorne und hinten dreihufig. Wenn auch noch sämtliche „Finger"- und Zehenstrahlen mit den Hufen den Boden berührten, also funktionell waren, so ist doch der mittlere Zehenstrahl bedeutend verstärkt und hat den größten Teil der Funktion als Körperstütze übernommen. In Zusammenhang damit sind dessen Endzehenglieder vergrößert und lassen bereits die Hufform der modernen Equiden ahnen. Die Endphalangen der seitlichen Strahlen hingegen sind schmal und nicht wie bei Palaeotheriiden bzw. Tapiren nur asymmetrisch gestaltete Abbilder der mittleren Endphalangen.

Wir müssen uns *Mesohippus* und zwar besonders *M. bairdi,* dessen Reste in den oligozänen Ablagerungen der Great Plains der USA sehr häufig sind, als etwa schafgroßen, in Rudeln lebenden hochläufigen Unpaarhufer vorstellen, der vermutlich die offene Buschwaldlandschaft als Lebensraum bevorzugte.

In den nächstjüngeren Ablagerungen der Great Plains, den *Protoceras*-Schichten der Bad Lands von Dakota, finden sich Knochen und Zähne eines Equiden, der sich nur in Detailmerkmalen von *Mesohippus* unterscheidet und der als *Miohippus* beschrieben wurde. Diese Ablagerungen entsprechen altersmäßig dem jüngeren Oligozän (= Whitneyan) und damit dem jüngsten Alttertiär. Aus gleichaltrigen Sedimenten Europas sind bisher keinerlei Equidenreste bekannt geworden, eine Feststellung, die in Anbetracht der guten Kenntnis jungoligozäner Ablagerungen nur durch ein ursprüngliches Fehlen von Equiden in Europa erklärt werden kann. Wie noch gezeigt werden soll, erscheinen Equiden in Europa erst im älteren Miozän, also im Jungtertiär.

Bei *Miohippus* ist die Reduktion der Seiten„finger" und -zehen weiter fortgeschritten, doch waren noch sämtliche Zehenstrahlen voll in Funktion. In der Fußwurzel (Tarsus) kommt es erstmalig zu einer Gelenkverbindung zwischen dem Tarsale IV + V und dem Metatarsale III, wie es auch bei sämtlichen geologisch jüngeren Equiden der Fall ist. Dies hängt mit der Verstärkung des mittleren Zehenstrahles (Mt III) und der dadurch bedingten Verschiebung in der Kraftübertragung zusammen.

Im Gebiß ist kein prinzipieller Unterschied gegenüber *Mesohippus* vorhanden; die Zahnkrone ist – wie bei den bisher besprochenen Equiden – niedrig, d. h. brachyodont und zeigt weder eine Tendenz zu einem Höherwerden noch zur Einlagerung von Zementsubstanz. Im Durchschnitt sind die *Miohippus*-Arten etwas größer als die *Mesohippus*-Formen.

Fanden wir bisher auf nordamerikanischem Boden stets nur Arten einer einzigen Gattung nebeneinander, so sind aus dem älteren und mittleren Miozän Reste mehrerer Equiden bekannt, die nicht auf eine, sondern auf mehrere Gattungen bezogen werden müssen. Dies ergibt sich aus der unterschiedlichen Merkmalsausbildung, die zugleich bestimmten „trends" in der stammesgeschichtlichen Entwicklung entsprechen und zeigen,

daß es im Miozän auf nordamerikanischem Boden mehrere Stammlinien unter den Equiden gab, als deren gemeinsame Ahnenform *Miohippus* betrachtet werden kann. Es sind dies der *Anchitherium-*, der *Archaeohippus-* und der *Parahippus*-Stamm. Anfänglich nur wenig voneinander verschieden, prägen sich die Differenzen mit zunehmender Entfernung von der gemeinsamen Stammform immer stärker aus.

Mit den Anchitherien erscheinen die Equiden auch wieder in Europa, das über die damals landfeste Beringstraße und den asiatischen Kontinent erreicht wurde. *Anchitherium aurelianense* ist im Miozän Europas verbreitet und erstmalig aus dem älteren Miozän (Burdigal) nachgewiesen. Im Gebiß kaum von *Miohippus* verschieden, zeigt es den auch bei dieser Gattung bereits vorhandenen Aufbau der Oberkieferbackenzähne aus einem w-förmigen Außen- und den beiden schräg nach hinten innen verlaufenden Vorder- und Hinterjochen. Die Zahnkrone ist brachyodont und zeigt keine Spuren von Zementeinlagerung. Dieser konservative Charakter des Backenzahngebisses findet sich auch bei den geologisch jüngsten Anchitherien, die aus dem Altpliozän (Pannon) bekannt sind. Lediglich die Zahnkronenhöhe nimmt ein wenig zu, und die Dimensionen sind größer. Demgegenüber verhält sich der Bau der Extremitäten innerhalb der gleichen Zeitspanne durch eine weitere Rückbildung der seitlichen Zehenstrahlen und einer Verstärkung des mittleren Strahles progressiver (Steininger 1963). Dennoch waren auch die geologisch jüngsten Anchitherien funktionell dreizehig, indem sie bei der Fortbewegung zumindest beim Durchtreten Bodenberührung hatten. Sind doch an den Seitenzehen nicht nur die Gelenkflächen gut entwickelt, sondern auch Bänder- und Sehnenansatzstellen deutlich sichtbar (s. Tobien, 1952).

Die verschiedene Geschwindigkeit der stammesgeschichtlichen Entwicklung einzelner Merkmalskomplexe innerhalb einer Gattung ist auch von anderen Tierstämmen bekannt. Während es jedoch bei *Anchitherium* zu keiner wesentlichen Steigerung der Körpergröße kam, sind aus Ostasien und Nordamerika große Anchitherien beschrieben worden *(Sinohippus, Hypohippus, Megahippus)*, deren Zähne nahezu die doppelte Größe erreichten, ohne daß es jedoch zu einer Hypsodontie, also Hochkronigkeit der Backenzähne gekommen wäre, wie es etwa für die beiden übrigen Stämme unter den Equiden charakteristisch ist, die von *Parahippus* ihren Ausgang nehmen. *Archaeohippus* aus dem nordamerikanischen Miozän ist gleichfalls zu den Anchitherien zu zählen.

Damit wollen wir uns dem *Merychippus* bzw. *Protohippus*-Stamm zuwenden, die beide auf *Parahippus* zurückgeführt werden können. Reste von *Parahippus* finden sich zwar im ganzen nordamerikanischen Miozän, doch sind nur die altmiozänen *Parahippus*-Arten (z. B. *P. pristinus, P. nebrascensis)* als Stammformen von *Merychippus* und *Protohippus* anzusehen, die erstmalig im Miozän auftreten. *Parahippus* läßt sich im Gebiß wohl an *Miohippus* anschließen, unterscheidet sich jedoch von dieser Gattung und auch von *Anchitherium* durch die Ausbildung eines Spornes (Crochet) an den Bakkenzähnen des Oberkiefers, der das nach innen stets offene Tal zwischen dem Vorder- und Hinterjoch abschnürt. Weiter kommt es zu einer leichten Abschnürung des vorderen Innenhöckers (Protoconus) und zur Ablagerung von Zementsubstanz an der Außenwand bzw. in den Marken (= Schmelzeinstülpungen) der Backenzähne. Schließlich ist bei fortschrittlichen *Parahippus*-Arten auch ein „trend“ zur Zahnkronenerhöhung festzustellen.

Sämtliche der soeben erwähnten Neubildungen bzw. angebahnten Entwicklungstendenzen finden sich bei den Angehörigen des *Merychippus-* bzw. *Protohippus*-Stammes wieder, deren Trennung erst bei der auf *Parahippus* zeitlich folgenden Gattung *Merychippus* möglich ist.

Es erhebt sich nun die Frage, welcher von diesen drei *(Anchitherium-, Merychippus-* und *Protohippus*-Stamm) miozänen Stämmen Nordamerikas eigentlich als der Hauptstamm bezeichnet werden kann. Der *Anchitherium*-Stamm erlischt im Pliozän, der *Merychippus*-Stamm stirbt mit den Hipparionen im Plio-Pleistozän aus und nur die

Protohippus-Linie lebt heute noch in den Einhufern fort. Es mag daher verständlich erscheinen, im *Protohippus*-Stamm den Hauptstamm zu sehen, wie dies meist — zusammen mit den nicht als eigene Stammlinie erkannten Hipparionen — geschehen ist. Wie jedoch der bekannte amerikanische Säugetierpaläontologe G. G. Simpson durchaus richtig erkannt hat, kann der konservative *Anchitherium*-Stamm nicht als Seitenzweig, son-



Abb. 5 (oben). Parahippus des nordamerikanischen Alt-Miozäns — *Abb. 6 (unten).* Das miozäne Waldpferd *Anchitherium*

dern als der eigentliche Hauptstamm der tertiärzeitlichen Equiden angesehen werden. Demgegenüber sind sowohl die Hipparionen als auch die quartärzeitlichen Einhufer Abkömmlinge von Seitenlinien. Es ist dies eine stammesgeschichtlich ähnliche Situation wie bei den Probescidiern, bei denen der Hauptstamm, nämlich die Mastodonten, längst ausgestorben ist, während von den beiden aus diesem hervorgegangenen Seitenlinien sich die Elephantiden bis heute erhalten haben, die Stegodonten hingegen während der Eiszeit ausgestorben sind.

Mit der bei *Parahippus* erstmalig eingeleiteten, bei *Merychippus* bzw. *Protohippus* fortgesetzten Entwicklungstendenz kommt es nämlich zu zahlreichen anatomischen Umkonstruktionen, die erst die Möglichkeit für die „Eroberung" jenes Lebensraumes bilden, für den die heutigen Einhufer so charakteristisch sind, nämlich die offene Landschaft in Form von Baumsavannen und Steppen; eine Entwicklungstendenz, die letztlich zu den Einhufern führt.

Waren die bisher besprochenen Equiden durchwegs Blatt- und Weichkrautfresser, so ermöglicht die bei *Merychippus* bzw. *Protohippus* einsetzende Hypsodontie der Backenzähne auch die Aufschließung härterer pflanzlicher Substanzen, wie etwa Gramineen (Gräser). Aus Blattfressern werden im Laufe des Miozäns Grasäser. Bemerkenswert ist nur, daß sich die Steppengräser gleichfalls im Miozän plötzlich zu entfalten beginnen.

Aus dem mittleren und jüngeren Miozän Nordamerikas sind zahlreiche Equidenarten bekannt, die einerseits zu *Merychippus,* andererseits zu *Protohippus* gestellt wurden, deren Unterschiede vor allem im Milchgebiß (brachyodont und ohne Zementeinlagerung bei *Merychippus,* subhypsodont und mit Zement bei *Protohippus)* liegen sollen. Da diese Unterschiede jedoch nur gradueller Art sind und auch sonst zahlreiche Übergänge zwischen den Arten beider „Gattungen" vorhanden sind, wertet man diese gegenwärtig nur als Untergattungen. Immerhin zeigen die geologisch jüngeren *Merychippus*-Arten (i. e. S.) im Gegensatz zu den *Protohippus*-Formen die Tendenz zur Abschnürung des vorderen Innenhöckers (Protoconus), wie sie bei den Hipparionen zur Regel wird. Für *Merychippus* (i. w. S.) sind nun vordere und rückwärtige Marken an den Oberkieferbackenzähnen charakteristisch. Die vordere Marke ist durch Verbindung des Vorder- und Hinterjoches entstanden, die hintere durch Verbindung des Hypostyls mit dem Hinter- und Außenjoch. Mit der zunehmenden Hypsodontie werden auch diese Marken immer tiefer. Es sind — entwicklungsmäßig gesehen — Schmelzeinstülpungen, die mit Zement erfüllt sind, wodurch am abgekauten Zahn eine annähernd ebene Kaufläche entsteht, die zum Zermahlen von Gräsern bestens geeignet erscheint. Hat sich das Aussehen des Backenzahngebisses durch die Hypsodontie enorm geändert, so verhält sich der Bau der Extremitäten weitgehend konservativ. Wohl ist die Ulna (Elle) in ihrem mittleren Teil außerordentlich stark reduziert und von der Fibula (Wadenbein) nur mehr die proximale Hälfte vorhanden, dennoch sind die *Merychippus*-Arten durchwegs dreizehige Equiden, deren Seitenzehen gegenüber *Parahippus* kaum oder nur geringfügig reduziert wurden.

Der Schädel ist — z. T. in Zusammenhang mit den hochkronigen Backenzähnen, die einen entsprechenden Platz im Kiefer benötigen — nunmehr pferdeähnlich, indem nicht nur die Kiefer erhöht, der Gesichtsschädel verlängert und die Augenhöhlen dadurch nach hinten verschoben erscheinen, sondern letztere auch ganz durch eine knöcherne Spange geschlossen sind. Auch das Gehirn zeigt — wie Endocranialausgüsse erkennen lassen — zwar gleichfalls einen Fortschritt durch den „modernen" Typ der Furchung, ohne jedoch die Entwicklungshöhe des dimensionell entsprechenden Gehirnes eines Shetlandponys zu erreichen. Vor den Augenhöhlen treten meist sogenannte Wangengruben auf, deren Funktion umstritten ist, indem sie mit Drüsen, mit Ansatzstellen für Lippenmuskulatur oder mit Nasenblindsäcken in Verbindung gebracht werden.

Bei den geologisch jüngsten *Merychippus*-Arten hat die Hochkronigkeit der Backen-

zähne schon fast den für die pliozänen Gattungen *Hipparion, Nannippus* und *Neohipparion* kennzeichnenden Grad erreicht. Diese Hipparionen, deren Reste in ungeheurer Zahl aus altpliozänen Ablagerungen Europas und Ostasiens bekannt wurden, waren dreizehige Savannenbewohner, die ähnlich den heutigen Zebras in großen Herden lebten. Nach dem häufigen Vorkommen dieser Equiden nennt man diese altpliozänen Tiergesellschaften auch Hipparionenfaunen.

Diese Hipparionenfaunen, die außerdem durch das Vorherrschen von antilopen- und gazellenartigen Paarhufern gekennzeichnet sind, werden meist mit der gegenwärtigen ostafrikanischen Tierwelt verglichen. Außer zahlreichen Antilopen und Gazellen zählen Giraffen, Strauße, Erdferkel, Hyänen, Bären, marder- und katzenartige Raubtiere, Mastodonten und Dinotherien, Hundsaffen, Steppennashörner, Stachelschweine, Riesenklippschliefer und Steppenwildschweine zu den kennzeichnendsten Faunenelementen. Ein Vergleich, der wohl ökologisch durchaus gerechtfertigt ist, indem es eine für Baumsavannen charakteristische Fauna war. Versucht man jedoch die einzelnen Angehörigen dieser Fauna mit ihren heutigen Gegenstücken zu vergleichen, so zeigen sich bedeutende Unterschiede, etwa in der Art, wie sie zwischen einem *Hipparion* und einem Zebra bestehen.

Die Hipparionen waren stark ponygroße, dreihufige Equiden mit einem überaus charakteristischen Gebiß (Oberkieferbackenzähne mit abgeschnürtem Protoconus), mit Wangengruben und einem noch deutlich primitiveren, mit geringerer Fältelung versehenen Gehirn. Die altweltlichen Hipparionen sind Einwanderer aus der Neuen Welt. Sie haben am Beginn des Pliozäns die damals landfeste Beringstraße überschritten. Demgegenüber sind die übrigen Elemente der altweltlichen Hipparionenfaunen eurasiatischer oder afrikanischer Herkunft. Die regressive Tendenz der Weltmeere und die Verlandung verschiedener von diesen bereits abgeschnittener Meeresbecken ermöglichten eine nahezu weltweite Verbreitung von Savannen- und Steppenfaunen, die überdies recht rasch erfolgte.

Unter den zahlreichen pliozänen *Hipparion*-Arten sind auch richtige Klein- bzw. Zwergformen bekannt geworden (*Hipparion periafricanum* und *H. gromovae*), die ungefähr die Größe einer Dogge erreicht haben mögen. Einzelne Arten, bei denen die Abschnürung des Protocons nicht bis an die Zahnkronenbasis erfolgte, sind verschiedentlich als *Hemihipparion* (z. B. *H. matthewi* von Samos) abgetrennt und als Stammformen der Einhufer betrachtet worden, eine Annahme, die gegenwärtig nicht mehr vertreten wird, da sich diese viel zwangloser von geologisch gleichaltrigen *Pliohippus*-Arten ableiten lassen (Stehlin, 1929).

Die Beantwortung der Frage der Abstammung der Einhufer ist nicht nur ein morphologisches, sondern auch ein tiergeographisches Problem. Die heute lebenden wilden Einhufer sind ausschließlich auf die Alte Welt beschränkt. Es erscheint daher verständlich, daß man — solange ausreichende Einhuferfunde aus der Neuen Welt nicht bekannt waren — versucht war, die Einhufer auf altweltliche Fossilformen zurückzuführen, wobei sich die pliozänen Hipparionen schon als zeitliche Vorläufer der Einhufer anboten, deren geologisch älteste Vertreter in der Alten Welt in ältesteiszeitlichen Ablagerungen auftreten.

Nun sind in den letzten Jahren aus gleichaltrigen, also ältesteiszeitlichen Fundstellen Südeuropas und Afrikas auch Hipparionen bekannt geworden (z. B. *Stylohipparion, Hypsohipparion*), die im Gegensatz zu den Einhufern noch richtig d r e i h u f i g waren. Es sind also nur wenig weiterentwickelte Hipparionen, die nicht als Stammformen der Einhufer in Betracht kommen. Daher ist die für die Alte Welt charakteristische Reihe *Anchitherium* (Miozän) — *Hipparion* (Pliozän) — *Equus* (Quartär) keine Ahnenreihe, bei der die geologisch ältere Gattung die Stammform der geologisch jüngeren bildet, sondern nur eine Stufenreihe. *Anchitherium, Hipparion* und *Equus* sind in Eurasien und Afrika jeweils Einwanderer aus der Neuen Welt. Der Stamm der Hip-



Abb. 7 (oben). Das kleine Steppenpferd *(Hemihipparion matthewi)* aus dem Altpliozän von Samos mit Gazellen und Straußen — *Abb. 8 (unten). Hipparion mediterraneum* in der Baumsavanne von Attika (Griechenland) mit Antilopen (Vordergrund rechts) und Kurzhalsgiraffen (Hintergrund)

parionen starb sowohl in der Alten als auch in der Neuen Welt im Laufe der Eiszeit aus. In Nordamerika waren im Pliozän neben *Hipparion* die etwas kleinwüchsigeren *Nannippus*-Arten häufig. Der südamerikanische Kontinent wurde von den Hipparionen mangels einer Landverbindung nicht erreicht.

Der letzte und für uns wichtigste Stamm geht auf den miozänen *Protohippus*-Formenkreis zurück, der sich von *Merychippus* (i. e. S.) unter anderem durch die nur angedeutete Abschnürung des Protocons der Oberkieferbackenzähne unterscheidet. Zu einer richtigen Abtrennung ist es nicht gekommen. Das gilt auch für *Hippodon*, einer von QUINN (1955) aufrechterhaltenen Gattung aus dem nordamerikanischen Miozän.



Abb. 9 (oben). Hippidion-Herde in der eiszeitlichen Pampa Argentiniens. Im Hintergrund Nandus — *Abb. 10 (unten).* Jungeiszeitliche Steppenpferde *(Equus occidentalis)* am Rande des Asphaltsees Rancho La Brea in Kalifornien. Links Kamele *(Camelops)*, im Hintergrund Riesenfaultiere *(Paramylodon)*

Von Protohippusformen läßt sich sowohl die pliozäne Gattung *Pliohippus* als auch *Eoequus* ableiten, die als fortschrittliche Angehörige dieses Stammes bezeichnet werden können. Im Gebiß vor allem durch die stärkere Hypsodontie und eine kräftigere Schmelzfältelung der Backenzähne des Milch- und Dauergebisses von *Protohippus* verschieden, ist bei *Pliohippus* erstmalig unter den Equiden die Monodactylie, d. h. die Einhufigkeit erreicht worden. Die seitlichen Zehenstrahlen sind zu einheitlichen, funktionslosen Griffelbeinen rückgebildet, die sich an der Hinterseite des ganzen Laufbeines (= mittleres Metapodium) erstrecken und in einer kleinen distalen Verdickung (Griffelbeinknöpfchen) enden, die O. Abel als Verschmelzungsprodukt der rudimentären Seitenzehenglieder auffaßt. Der Schädel hat, zumindest bei den geologisch älteren Arten, noch verschiedene Merkmale bewahrt, die uns bereits bei miozänen Equiden begegneten (z. B. seichte Wangengruben, relativ kurzer Schnauzenabschnitt).

Pliohippus ist die geologisch älteste Einhufergattung. Sie war im Clarendonian und Hemphillian Nordamerikas verbreitet, die dem Pliozän, also dem jüngsten Tertiär in Europa entsprechen. *Pliohippus*-Arten finden sich neben anderen Equiden (*Nannippus, Neohipparion)* mit Steppenformen, wie etwa Kamelen (*Pliauchenia*), Gabelbockantilopen (*Capromeryx, Sphenophalos*), Steppennashörnern (*Teleoceras, Aphelops*), Zieseln (*Citellus*) und Hasenartigen (*Hypolagus*) vergesellschaftet.

Von *Eoequus,* bei dem der Innenteil des hinteren Joches ähnlich dem Protoconus abgeschnürt ist, ist der Bau der Gliedmaßen nicht bekannt. *Eoequus* wird zwar verschiedentlich als direkte Ahnenform der rezenten Einhufer angesehen (Quinn, 1955), doch ist darüber noch kein endgültiges Urteil möglich. Diese Gattung tritt zugleich mit *Pliohippus, Hipparion, Neohipparion* und *Nannippus* auf und stammt demnach aus pliozänen Ablagerungen[2].

Außer den Hipparionen und den zu den Einhufern führenden Gattungen *Pliohippus* und *Eoequus* ist aus dem nordamerikanischen Pliozän eine weitere Equidengattung als *Calippus* beschrieben worden, die wohl auch auf *Protohippus* zurückzuführen ist, jedoch nach Stirton (1940) nicht als direkte Ahnenform der Einhufer angesehen werden kann, sondern ausgestorben ist. *Calippus* weicht im Bau der Backenzähne von den übrigen Equiden ab.

In der jüngsten Tertiär- bzw. ältesten Eiszeit (Hemphillian und Blancan) Nordamerikas treten wiederum Equiden auf, die sich von den bisher besprochenen unterscheiden. Es sind dies *Astrohippus* und *Plesippus,* die Stirton (1940) als weiterentwickelte *Pliohippus*formen bzw. deren Abkömmlinge auffaßt und die auch im Gliedmaßenbau praktisch den für die rezenten Einhufer charakteristischen Anpassungsgrad erreicht haben. *Plesippus* des nordamerikanischen Blancan unterscheidet sich von *Pliohippus* unter anderem durch die noch stärkere Rückbildung der Griffelbeine. Diese erreichen ungefähr zwei Drittel der Länge des mittleren Laufbeines und entsprechen damit dem für die heutigen Einhufer charakteristischen Zustand. Die Backenzähne sind hochkronig und säulenförmig; das Gliedmaßenskelett als ganzes ist etwas kräftiger als bei der zartgliedrigen Gattung *Pliohippus. Plesippus* präsentiert somit morphologisch ein im allgemeinen etwas primitives *Equus*-Stadium und ist nach Stirton direkt von *Astrohippus* abzuleiten. Demgegenüber gehört *Astrohippus* nach Quinn (1955) ähnlich wie *Calippus* einem blind endenden Stamm an, da nach diesem Autor *Eoequus* die Stammform von *Equus* bildet.

Sind also die Ansichten über die unmittelbare Abstammung der lebenden Einhufer geteilt, so ist auch die Ableitung der heute längst ausgestorbenen südamerikanischen Einhufer mit Problemen verknüpft, denen wir uns vor einer Besprechung der übrigen Einhufer zuwenden wollen.

[2] Die von Quinn (1955) vorgenommene altersmäßige Einstufung in das Mittelmiozän (Hemingfordian) ist unzutreffend.

Aus den eiszeitlichen Ablagerungen des südamerikanischen Kontinentes ist neben Angehörigen der Gattung *Equus,* die einer eigenen, endemischen, d. h. nur für Südamerika charakteristischen Untergattung (*Amerhippus,* s. HOFFSTETTER, 1952) angehören, eine Reihe von Equiden beschrieben worden, die zweifellos Einhufer sind, jedoch im Bau des Schädels und auch des Gebisses etwas von den nordamerikanischen bzw. altweltlichen Einhufern abweichen. Diese Tatsache kommt auch in der Benennung dieser Equiden zum Ausdruck, die als *Hippidion* (= „*Hippidium*"), *Onohippidium* und *Parahipparion* beschrieben wurden.



Abb. 11 (oben). Eiszeitliche nordamerikanische Einhufer *(Equus scotti)* auf der Flucht vor einem Steppenbrand — *Abb. 12 (unten).* „Waldpferd" *(Equus mosbachensis)* und Breitstirnelch *(Alces latifrons)* in der alteiszeitlichen Aulandschaft des Oberrheingebietes

Alle diese südamerikanischen Pferde, die allgemein von *Pliohippus*[3] abgeleitet werden, sind erst zu Beginn bzw. während der Eiszeit von Nordamerika über Zentralamerika nach Südamerika gelangt. Sie haben sich dort zu Pampas- bzw. Hochsteppen- (= Berg-)pferden entwickelt und sind am Ende der Eiszeit ausgestorben[4]. Sie waren z. T. sicher noch Zeitgenossen des damaligen Menschen.

Aus eiszeitlichen Ablagerungen der nördlichen Hemisphäre sind zahlreiche Reste fossiler Equiden bekannt geworden, deren systematische Zugehörigkeit nicht weniger diskutiert wird, als ihre stammesgeschichtlichen Zusammenhänge. Dies ist nicht zuletzt dem außerordentlich konstanten Bau des Schädels und des Gebisses zuzuschreiben, indem deren spezifische Kennzeichen nur an Hand vollständiger Schädel*serien* erfaßt werden können, wie sie fossil bisher nicht vorliegen. Während etwa bei den Paarhufern die Schädelfortsätze, seien es Geweihe oder Gehörne, spezifische, also artliche Unterschiede aufweisen, und damit eine Unterscheidung auch an fossilen Schädelresten verhältnismäßig leicht ermöglichen, fehlt den Einhufern ein derart wandelbarer Merkmalskomplex.

Es zählt daher die Geschichte der Einhufer während der Eiszeit zu den am meisten diskutierten Kapiteln innerhalb der Equidenphylogenie überhaupt. Mit anderen Worten: dadurch, daß die Meinungen über die Abgrenzung bzw. Zugehörigkeit der einzelnen Arten weitgehend voneinander abweichen, sind auch die Ansichten über die vermutlichen stammesgeschichtlichen Zusammenhänge recht verschieden. Unter diesem Gesichtspunkt mögen daher auch die folgenden Zeilen verstanden werden. Die eigentliche Ursache dieser Sachlage ist letztlich die an der Tertiär-Quartärwende einsetzende Aufspaltung in die gegenwärtig vertretenen Artengruppen, die in mehreren parallelen Reihen erfolgt. Da alle diese Reihen von einer Wurzelgruppe (*Pliohippus*) aus sich entwickelt haben, ist verständlich, daß sich die Frühformen dieser verschiedenen Stammlinien morphologisch nur schwer voneinander trennen lassen.

Interessanterweise zeigen die ältestquartären Einhufer Eurasiens (und auch Nordamerikas) Merkmale, die wir heute nur bei Zebras bzw. z. T. auch bei den Eselartigen finden. Wie jedoch bereits auf S. 151 bemerkt, sind derartig — wie der Wissenschaftler sagt — zebrine bzw. asinide Merkmale nicht unbedingt im systematischen Sinn zu verstehen, sondern zeigen lediglich, daß damals noch keine echten equinen (= „caballinen") Wildpferde existierten.

Die bekanntesten dieser primitiven Einhufer sind als *Equus (Allohippus*[5] *= „Macrohippus") stenonis* und *„robustus"* (= *bressanus*), *E. quaggoides* aus Europa und Nordafrika, *Equus sanmeniensis* aus Ostasien und *E. cautleyi* aus Südasien (s. Hopwood, 1936) bechrieben worden. Neben diesen „zebrinen" Typen ist bereits das Vorkommen asinider bzw. hemionider (d. h. halbeselartiger) Equiden (z. B. *Equus [Praehemionus] sivalensis;* s. Trumler, 1961) festzustellen, doch sind deren Fossilbelege noch recht dürftig. „Caballine" Pferde als stammesgeschichtlich abgeleitete Formen erscheinen in Europa erst im Altquartär (z. B. *Equus mosbachensis*) und haben seither eine ziemliche Formenfülle hervorgebracht, wie zumindest die große Zahl von „Art"-Namen (z. B. *Equus steinheimensis, E. germanicus, E. taubachensis, E. abeli, E. woldřichi, E. chosaricus, E. caballus missi;* vgl. Gromova, 1955) vermuten läßt. Aus dem Altquartär sind noch vereinzelt „zebrine" Equiden aus Mitteleuropa nachgewiesen (z. B. *Equus suessenbornensis, E. marxi*). Daneben treten auch eselartige Equiden (*„Asinus" hydrun-*

[3] Die von O. Abel (1914, 1929) vertretene Ansicht, die von ihm als *Neohippus* bezeichneten Einhufer Südamerikas seien von Hipparionen (*Neohipparion*) abzuleiten, läßt sich auf Grund morphologischer Differenzen nicht aufrechterhalten.

[4] Die gegenwärtig in der argentinischen Pampa freilebenden Pferde sind nicht deren Nachkommen, sondern verwilderte Hauspferde aus postkolumbianischer Zeit.

[5] Eine Bezeichnung dieser Formen als *Hippotigris* (= Zebra) ist aus den oben angedeuteten Gründen unzulässig.

tinus) auf, die jedoch mit den echten Wildeseln anscheinend nicht näher verwandt sind, sondern einem Parallelstamm angehören. Diese Art war im östlichen Mitteleuropa und in Osteuropa noch im Neolithikum verbreitet, da hier noch ausgedehnte Steppengebiete als Lebensraum vorhanden waren. Aus jungeiszeitlichen Ablagerungen Europas sind auch Halb(= Pferde)esel („*Hemionus*") bekannt geworden; allerdings sind die Belege äußerst selten. Diese Halbesel scheinen zu Zeiten, in denen sich weite Steppengebiete vom Osten her bis an die französische Atlantikküste erstreckt haben, auch nach Europa vorgedrungen zu sein, zusammen mit anderen Steppensäugern, wie Saigaantilope und Pferdespringer (Dietrich, 1959).

Equine Einhufer waren zur jüngeren Eiszeit in Europa durch große, mittelgroße und kleine Wildpferde (z. B. Solutrépferd) vertreten. Letztere werden meist — auch auf Grund von Höhlenzeichnungen des damaligen jungpaläolithischen Menschen — mit dem rezenten mongolischen Wildpferd (*Equus przewalskii*) identifiziert, was jedoch schon auf Grund der abweichend proportionierten Laufbeine nicht anzunehmen ist (s. Gromova, 1955; Sickenberg, 1961). Auch der meist etwas breitere und entfernt an den sog. Tarpan erinnernde Schädel wird von verschiedenen Autoren gegen eine derartige Zugehörigkeit angeführt.

Verschiedentlich wurde und wird der Tarpan, eine mausgraue, schlankbeinige Pferdeform, als eigene Wildform angesehen, die als sog. Steppentarpan noch im vorigen Jahrhundert im südlichen Rußland verbreitet war. Wie jedoch neueste Untersuchungen vermuten lassen, war der Tarpan wohl keine eigene Wildform, sondern es handelt sich nur um verwilderte Hauspferde (Meunier, 1962).

Damit ist das Problem der Abstammung der Hauspferde berührt. Während früher auf Grund der großen Unterschiede domestizierter Formen vielfach zwei oder mehrere Wild*arten* (z. B. bei Hausschwein, Hausrind) angenommen wurden, hat sich gegenwärtig die Erkenntnis durchgesetzt, daß sämtliche Haustierformen nur von einer Art, d. h. von Populationen, deren Angehörige sich untereinander fruchtbar kreuzen, abstammen. Allerdings erfolgte die Domestikation oft unabhängig voneinander an verschiedenen Stellen aus verschiedenen *Unterarten.* So sind Hausrinder und Hausziegen mehrfach aus verschiedenen wildlebenden Unterarten in den Hausstand übergeführt worden.

Als wilde Stammform des Hauspferdes *(Equus caballus)* wird das mongolische Wildpferd *(Equus przewalskii)* angesehen, welches in freier Wildbahn praktisch völlig ausgerottet ist (Bannikov, 1958).

Die Vielfalt, in der uns Haustiere entgegentreten, erklärt sich meist durch die vom Züchter gesteuerte Auslese, die sich besonders beim Haushund in „Modeformen" widerspiegelt.

In Nordamerika war die Situation ähnlich wie in Eurasien, indem im Ältestquartär gleichfalls „zebrine" Equiden dominieren und *Plesippus* vermutlich mit dem altweltlichen *Allohippus* identisch ist (z. B. *Plesippus simplicidens, P. francisci, P. cumminisi)*, während „caballine" Formen erst später auftreten. Auch „asinide" bzw. „hemionide" Einhufer sind wiederholt auf Grund von Fossilfunden beschrieben und z. T. auch direkt mit Eseln (z. B. *Asinus conversidens)* bzw. Pferdeeseln *(„Hemionus" calobatus = semiplicatus;* s. Quinn 1957) in Verbindung gebracht worden. Aus der jüngeren Eiszeit sind verschiedene „caballine" Einhufer bekannt, doch besteht über die Abgrenzung bzw. Selbständigkeit der einzelnen „Arten" meist keine Einhelligkeit, so daß hier nur einige wenige Namen genannt seien *(Equus scotti, E. occidentalis, E. pacificus).* Es sind z. T. kleine, z. T. recht große Formen, ähnlich wie im europäischen Pleistozän.

Sämtliche Einhufer Nordamerikas starben am Ende der Eiszeit bzw. im frühen Holozän aus. Es ist dies ein Phänomen, welches nicht nur die Equiden betrifft, sondern auch die Mastodonten und Elefanten, die Riesenfaultiere und Säbelzahnkatzen, die Riesengürteltiere und Kamele. Die Ursache des Aussterbens dürfte wohl in dem durch das nacheiszeitliche Klima bedingten Vegetationswechsel zu suchen sein, der den auf



Abb. 13 (oben). Jungeiszeitliches Wildpferd *(Equus „germanicus“ = E. cfr. chosaricus)* vor der Teufelslucken bei Eggenburg (N-Österr.), einem Horst der Höhlenhyäne *(Crocuta spelaea)* — *Abb. 14 (unten).* Jungeiszeitliche Wildpferdherde am Steilhang bei Solutré (Frankreich), über den sie vom damaligen Menschen getrieben und meist auch zum Absturz gebracht wurden.

Sämtliche Rekonstruktionen (Abb. 1—14) unter der Leitung von Prof. Dr. Otto Antonius † (Wien), ausgeführt von akad. Maler Prof. Franz Roubal (Irdning, Stmk.).

großräumige Steppengebiete angewiesenen Säugetieren den nötigen Lebensraum entzog.

Von den aus primitiven nordamerikanischen Einhufern hervorgegangenen südamerikanischen Equiden (Untergattung *Amerhippus*) war schon auf S. 166 die Rede.

Aus Afrika sind aus eiszeitlichen Ablagerungen zebrine (z. B. *Equus zebra*-Gruppe mit *E. sandwithi*, *E. quagga*-Gruppe mit *E. capensis*, *E. oldowayensis* aus dem Ältestquartär steht dem Grevy-Zebra nahe) und asinide Einhufer bekannt, die im älteren Quartär Zeitgenossen der letzten Vertreter der dreihufigen Hipparionen (*Stylo*- bzw. *Hypsohipparion*) waren. Leider reichen die bisherigen Fossilfunde noch nicht aus, um sichere Vorstellungen über die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge bzw. die Verbreitungsgeschichte zu vermitteln. Dies wird erschwert durch die in den einzelnen Stammlinien parallel auftretenden Evolutionstendenzen.

Innerhalb der rezenten Zebras lassen sich drei Gruppen unterscheiden, die untereinander z. T. nicht näher verwandt sind als etwa Esel und Halbesel, nämlich das Grevy-Zebra (*Dolichohippus grevyi*) als primitivste Zebraform, die Quaggas oder Steppenzebras (z. B. *Hippotigris quagga*) und die Bergzebragruppe (z. B. *Hippotigris zebra*) (Antonius, 1951).

Wie Fossilfunde zeigen, waren Zebras einst viel weiter und zwar auch in Nordafrika verbreitet. Die seit dem letzten Pluvial (= „Regenzeit" als zeitliches Äquivalent der Eiszeiten der nördlichen Hemisphäre) zunehmende Austrocknung der Sahara hat zum völligen Verschwinden von Zebras und anderen Savannenformen in diesen Gebieten Afrikas geführt. Die Verbreitung der Unterarten der Steppenzebras zeigt, daß die ursprünglichsten Angehörigen dieser Zebragruppe in Ostafrika vorkommen, während die — heute z. T. ausgerotteten — spezialisiertesten Formen auf Südafrika bzw. das Kapland beschränkt sind bzw. waren. In der Fellfärbung macht sich nämlich bei ihnen der „trend" zur Reduktion der Streifung (Bein- bzw. Kruppenstreifung), Verkürzung der Ohren, längere Schwanzbehaarung und andere „pferdeartige" Züge bemerkbar, die beim ausgerotteten Quagga (*Equus [Hippotigris] quagga quagga*) des Kaplandes den höchsten Grad erreicht hatte. Beim Quagga war die Streifung bis auf die Kopf- und Halspartien fast völlig verschwunden.

Unter den Asiniden waren außer dem Somali- (*Asinus africanus somaliensis*) und dem nubischen Wildesel (*A. a. africanus*) auch noch der Atlaswildesel (*A. africanus atlanticus*) sogar noch in historischer Zeit in Nordwestafrika verbreitet (Antonius 1938).

Literatur

Abel, O. (1929): Das biologische Trägheitsgesetz. Biologia gener. **4**, 1—102. Wien.

Antonius, O. (1938): On the geographical distribution in former time and to-day, of the recent equidae. Proc. Zool. Soc. B, **107**, 557—564. London.

Antonius, O. (1951): Die Tigerpferde. Die Zebras. Monogr. d. Wildsäugetiere **11**, 1—148, Frankfurt/M.

Bannikov, A. G. (1958): Distribution géographique et biologie du cheval sauvage et chameau de la Mongolie. Mammalia **22**, 152—160, Paris.

Cooper, F. C. (1932): The genus *Hyracotherium*. Phil. Trans. R. Soc. B, **221**, 431—448, London.

Dietrich, W. O. (1949): Stetigkeit und Unstetigkeit in der Pferdegeschichte. N. Jb. Miner. etc. B, Abh. **91**, 121—148. Stuttgart.

Dietrich, W. O. (1959): *Hemionus* Pallas im Pleistozän von Berlin. Vertebrata Palasiatica **3**, 13—22, Peking.

Gromova, V. (1955): Le genre *Equus*. (Trad. de Saint-Aubin). Ann. Centre étud. docum. paléont. **13**, 202 S. Paris.

Hoffstetter, R. (1952): Les mammifères pléistocènes de la république de l'équateur. Mém. Soc. géol. France, n. S., Mém. **66**, 1—391. Paris.

Hopwood, A. T. (1936): The former distribution of caballine and zebrine horses in Europe and Asia. Proc. Zool. Soc. 897—912. London.

KITTS, David B. (1956): American *Hyracotherium* (Perissodactyla, Equidae). Bull. Amer. Mus. Natur Hist. **110**, Art. 1—60. New York.
KITTS, D. B. (1957): A revision of the genus *Orohippus* (Perissodactyla, Equidae). Amer. Mus. Novitates **1864**, 1—40. New York.
MEUNIER, K. (1962): Zur Diskussion über die Typologie des Hauspferdes und deren zoologisch-systematische Bedeutung. Z. Tierzüchtg. Zücht. biol. **76**, 225—237. Hamburg.
QUINN, J. H. (1955): Miocene Equidae of the Texas Gulf Coastal Plain. Univ. Texas, Publ. **5516**, 1—102. Austin.
QUINN, J. H. (1957): Pleistocene Equidae of Texas. Univ. Texas, Bur. Econ. Geol. Rpt. Invest. No.**33**, 1—51. Austin.
SAVAGE, D. E., RUSSEL, D. E., & LOUIS, P. (1965): European Eocene Equidae (Persissodactyla). Univ. Calif. Publ. geol. Sci. **56**, 1—94, Berkeley & Los Angeles.
SICKENBERG, O. (1961): Über die Größe der pleistozänen Pferde der Caballin-Gruppe in Europa und Nordasien. Eiszeitalter u. Gegenwart **12**, 99—124. Öhringen.
SIMPSON G. G. (1951): Horses. XXIV + 247 S. New York (Oxford Univ. Press).
SIMPSON, G. G. (1952): Notes on British Hyracotheres. J. Linn. Soc., Zool. **42**, 195—206, London.
STEHLIN, H. G. (1929): Bemerkungen zu der Frage nach der unmittelbaren Ascendenz des Genus *Equus*. Eclogae geol. Helv. **22**, 186—201, Basel.
STEININGER, F. (1963): Über die stratigraphische Verwertbarkeit von *Anchitherium aurelianense* (Cuv.) im Jungtertiär Österreichs. N. Jb. Geol. Paläont., Abh. **116**, 149—161, Stuttgart.
STIRTON, R. A. (1940): Phylogeny of North American Equidae. Univ. Calif. Publ., Dpt. geol. Sci. **25**, 165—198. Berkeley.
THENIUS, E., und HOFER, H. (1960): Stammesgeschichte der Säugetiere. VI + 322 S. Heidelberg (Springer-Verlag).
TOBIEN, H. (1952): Über die Funktion der Seitenzehen tridactyler Equiden. N. Jb. Geol. Paläont. Abh. **96**, 137—172. Stuttgart.
TRUMLER, E. (1961): Entwurf einer Systematik der rezenten Equiden und ihrer fossilen Verwandten. Sgtkdl. Mitt. **9**, 109—125. München.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. THENIUS, Paläontologisches Institut der Universität, Wien I, Universitätsstraße 7

Notiz über einen trächtigen Uterus von *Okapia johnstoni* (Sclater, 1901)

Von C. NAAKTGEBOREN

Aus dem Zoologischen Laboratorium der Universität von Amsterdam

Eingang des Ms. 23. 12. 1964

Einleitung

Am 30. August 1964 verendete im Amsterdamer Zoo ein weibliches Okapi. Bei der Section stellte es sich heraus, daß das Tier tragend war. Ich erhielt die Gebärmutter. Aus den Angaben des Wärters ist zu schließen, daß der Fetus etwa 6 Monate alt war. An dieser Stelle danke ich der Verwaltung des zoologischen Gartens für die Überlassung des Materials.

Bisher sind nur zwei Daten über Okapi-Feten in der Literatur vorhanden. BURCKHARDT (1906) demonstrierte einen kleinen Embryo, dessen Stadium einem menschlichen Embryo der 4. bis 5. Woche entspricht. Eine Beschreibung liegt nicht vor. GIJZEN (1958) beschreibt einen Fetus vom Okapi, dessen Länge 33,5 cm beträgt. Die verworfene Frucht wird auch abgebildet. Nach GIJZENs Angaben soll dieser Fetus etwa drei



Abb. 1. Okapi. Trächtiger Uterus von der linken Seite

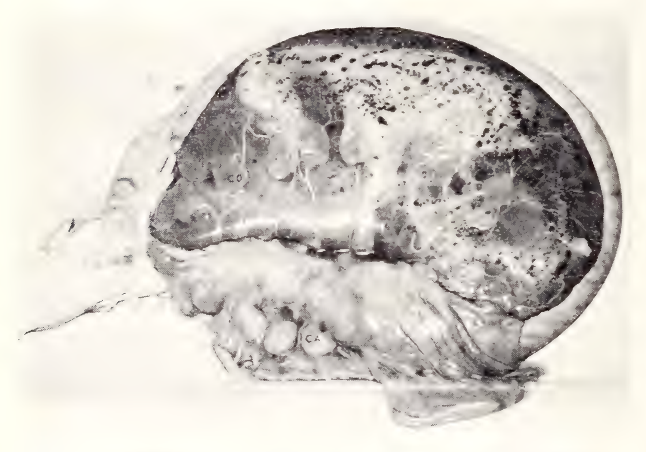


Abb. 2. Geöffneter Uterus von der rechten Seite betrachtet. ca = Carunculi, co = Cotyledonen



Abb. 3. Das Chorion (C) ist zum Teil geöffnet. Neben dem Amnion (A) liegt die Allantois (Al)

Monate alt gewesen sein. Beschreibungen der Fruchthüllen liegen nicht vor. Unsere Kenntnis über die Entwicklungsgeschichte der Giraffe ist ebenfalls sehr ungenügend, denn Giraffen-Feten sind noch niemals beschrieben worden. Bisher stammen alle Beschreibungen der Giraffenplacenta nur von Nachgeburten (Owen, 1849; Ludwig, 1962). Ich halte deswegen die Beschreibung des obenerwähnten trächtigen Uterus für wichtig, obwohl die Vergleichsmöglichkeiten leider sehr beschränkt sind.

Beschreibung

Im großen und ganzen darf gesagt werden, daß nicht nur die Gebärmutter, sondern auch die Fruchthüllen völlig den allgemeinen Wiederkäuertyp vertreten. Die Ähnlichkeit mit dem trächtigen Rinderuterus ist groß.

Die beiden Hörner des Uterus bicornis sind ammonshornartig gebogen (Abb. 1). Das rechte Horn war tragend und es wurde im rechten Ovar ein Corpus luteum von 28×35 mm festgestellt. Der größte Durchmesser des graviden Uterushornes betrug 50 cm, des linken Hornes 23 cm. Die Länge der Hörner (entlang der Curvatura maior von Gipfel zu Zervix gemessen) betrug bez. 112 cm und 56 cm.

Die Placenta ist eine Placenta cotyledonaria. Im rechten Horn wurden 31, im linken Horn 16 Placentome gezählt. Die Placentome sind reihenförmig angeordnet (Abb. 2). Die die Cotyledonen bildenden Villi sind sehr fein. Dasselbe hat OWEN (1849) festgestellt bei der Giraffe, während ich es an Giraffennachgeburten bestätigen konnte. LUDWIG (1962) hat gezeigt, daß die Cotyledonen der Giraffenplacenta zweierlei Villi enthalten, nämlich längere von 6 bis 8 mm und kürzere von 2 bis 3 mm, die vorwiegend in der Randpartie der Cotyledonen und vereinzelt auf dem Chorion vorkommen. Das gleiche konnte ich beim Okapi feststellen, obwohl der Randsaum weniger auffällig ist als bei der Giraffe. Bei der Giraffennachgeburt hat LUDWIG (1962) das Vorhandensein von kleineren eingedellten Bezirken oder Areolae Durchmesser 2 bis 3 mm) im Chorion laeve nachgewiesen. Selbst habe ich die Areolae nur in einer der drei von mir untersuchten Nachgeburten von Giraffen gefunden. In der Aera intercotyledonaris vom Okapichorion konnte ich keine Areolae nachweisen. Zwar gab es hier und da kleine Stellen abweichender Struktur im Chorion, aber wenn man diese als Entwicklungsstufen der Areolae auffassen würde, ist nur zu

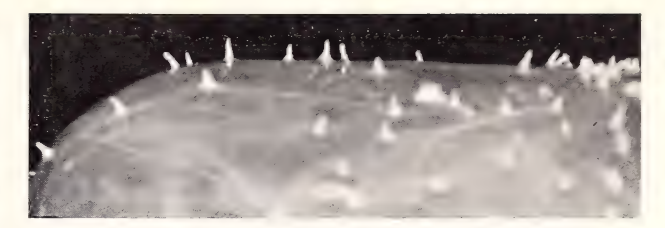


Abb. 4. Amnionperlen vom Villustyp am Okapiamnion

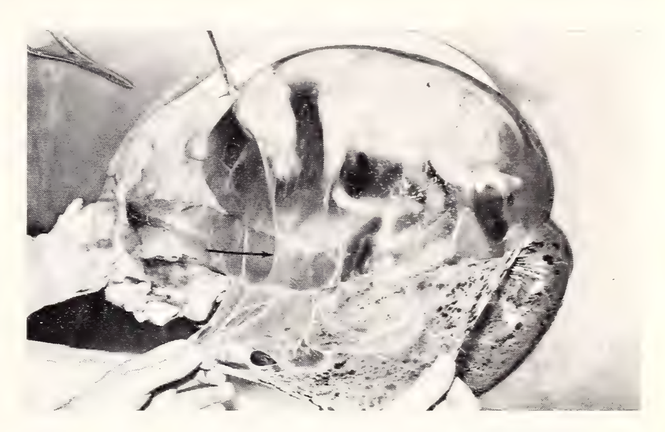


Abb. 5. Bei der Entfernung des Chorions stellt es sich heraus, daß das Amnion und das Chorion stark miteinander verklebt sind (siehe Pfeile). Viel Amnionperlen in der Gegend des Nabelschnurdurchtrittes



Abb. 6. Weiblicher Fetus vom Okapi, etwa 6 Monate alt (Alle Aufnahmen: C. VAN MECHELEN)

reden von einer sehr schwachen Andeutung, die im Vergleich zu den schönen Areolae im Schweinechorion sehr leicht zu übersehen sind. Am augenfälligsten ist bestimmt der große Pigmentreichtum des Chorions (Abb. 2 und 3). In Giraffennachgeburten konnte ich ebenfalls das Vorhandensein eines Chorionpigmentes nachweisen, obwohl es nicht immer so viel war wie bei diesem Okapichorion. An Hand verschiedener histologischer Färbungen konnte ich feststellen, daß es sich nicht um Melanin, sondern um ein Abnutzungspigment handelt. Färbungen nach VOLKMANN und HUECK zeigten positives Resultat, während die Melaninfärbung mit Haematoxylin nach DELAFIELD sich als nicht möglich erwies (siehe ROMEIS, 1948).

Die Fruchthüllen sind genauso gelagert wie beim Rind. Innerhalb des Chorions befinden sich Allantois und Amnion, die nebeneinander liegen, und zwar liegt die Allantois links vom Amnion (Abb. 3). Das Amnion ist mit dem Chorion verklebt. Beim Pferde sind die Fruchthüllen anders gelagert, da die Allantois an allen Seiten um das Amnion herumwächst und das ganze Amnion umschließt (ZIETSCHMANN und KRÖLLING, 1958). Hippomanes habe ich in der Okapiallantois nicht gefunden. In einer der Giraffennachgeburten habe ich einige sehr winzige Hippomaneskörperchen gefunden, während in einer anderen Nachgeburt ein Hippomaneskörper gefunden wurde, dessen Durchmesser reichlich 3 cm betrug. Am Amnion und an der Amnionscheide der Nabelschnur waren viele gelbgefärbte Amnionauswüchse vom Villustyp vorhanden (Abb. 4). Die Mehrzahl der Amnionperlen befindet sich etwa an der Stelle wo die Nabelgefäße das Amnion durchbohren (Abb. 5). Auch die mikroskopische Struktur stimmt überein mit den Literaturangaben über Amnionperlen des Rindes. Die Amnionauswüchse befanden sich in einem Stadium der beginnenden Verhornung. NAAKTGEBOREN und ZWILLENBERG (1962) haben den gleichen Entwicklungsgrad in den Amnionperlen von etwa 19 bis 20 Wochen alten Rinderfeten gefunden. In der Amnionflüssigkeit befanden sich viele bräunliche Mekoniumteilchen. Die Nabelschnur hat keine Windungen. Die vier Nabelgefäße (zwei Arterien und zwei Venen) und der Urachus verlaufen parallel zueinander. Der Durchmesser der Nabelschnur beträgt 15 mm und die kontrahierten Gefäße sind 3 mm im Durchmesser. Der übrige Raum im Nabelstrang wird ausgefüllt von der Whartonschen Sulze, die nach REYNOLDS' (1952) Untersuchungen ein Artefakt ist. Beim Tod des Fetus kontrahieren die Gefäße, und daher wird die dünne Bindegewebeschicht der Nabelschnur zu einem voluminösen weitmaschigen Netzwerk. Der Nabel befindet sich ziemlich weit caudal (Abb. 6), nämlich auf etwa zwei Drittel der Brust-Bauch-Länge. Der Nabelring hat eine Länge von 1 cm. Der Nabelstrang tritt rechtwinklig aus dem Körper des Fetus. Alle Befunde an der Nabelschnur stimmen überein mit meinen Beobachtungen an Nabelschnuren des Hausrindes.

Der Fetus befand sich in Kopfendlage, leichter Beugehaltung und oberer Stellung (Abb. 5) im Amnion. Diese Daten sind völlig vergleichbar mit den Befunden beim Hausrind (NAAKTGEBOREN [1960, 1963]). Die Nabelschnurinsertion befand sich zur Höhe der Curvatura minor des rechten Uterushornes. Der Fetus (Abb. 6) war mit Ausnahme der Schnauze noch völlig unbehaart. An den Augenlidern waren Haarpapillen schon angedeutet. Beim Hausrind treten die ersten Haare ebenfalls an der Schnauze auf. Es handelte sich um einen weiblichen Fetus. Die Wurflefzen berührten einander noch nicht. Die Ohrenfalten waren schon gut ausgebildet, während die Pigmentierung der Haut der Extremitäten auch schon deutlich vorhanden war. Die Hufanlagen sind von gelben Eponychien überdeckt. Alle diese Kennzeichen entsprechen denjenigen des Fetus des Hausrindes im letzten Monat der ersten Schwangerschaftshälfte (POSTMA, 1947). Die Annahme, daß es sich hier um einen Okapifetus im Alter von fast der halben Tragzeit handelt, liegt also nahe. Die Tragzeit ist nur sehr ungenau bekannt. Jedenfalls liegt ihre Dauer zwischen 9 und 15 Monaten (GIJZEN und MORTELMANS, 1962). Nach GIJZEN (1958) wird die Tragzeit allgemein als 426 Tage angegeben,

also 14 Monate. Ich habe mich nach dem Datum der Begattung erkundigt. Am 3. März 1964 hat der Wärter gesehen, daß die Okapikuh fünfmal begattet wurde. Nach dem 3. März wurden keine Begattungen mehr gesehen, während auch schon seit einiger Zeit vor dem 3. März keine Begattungen festgestellt waren. Die Wahrscheinlichkeit ist also groß, daß der untersuchte Fetus am 3. März 1964 gezeugt wurde und also zur Zeit des Todes der Mutter (am 30. August 1964) beinahe 6 Monate alt war. Dies ist in Übereinstimmung mit der oben angeführten Annahme, daß der Fetus sich etwa in dem letzten Monat der ersten Hälfte der Tragzeit befand. Es spricht für sich, daß es unmöglich ist, eine genaue Altersbestimmung durchzuführen, da die Möglichkeit von unbeobachteten Begattungen ziemlich groß ist.

Schließlich sind hier noch einige Maße des Fetus zu erwähnen. Die Scheitel-Steiß-Länge betrug 29 cm und die Scheitel-Schnauze-Länge 12,4 cm, zusammen also 41,4 cm, d. h. dieser Fetus war etwa 8 cm länger als die von GIJZEN (1958) beschriebene Frucht. Die Länge des Schwanzes betrug 7 cm, des Halses 8,5 cm, der Ohren 5 cm, der Vorderbeine 21,5 cm und der Hinterbeine 24 cm. (Alle Maße sind genommen nach der von NAAKTGEBOREN [1960] beschriebenen Methode.) Die größte Breite fand sich an der Brustvorderseite, sie betrug 8,2 cm, während die Breite des Kopfes 5,2 cm war. Die Länge der Nabelschnur war 13,5 cm, also 46,6 % der Scheitel-Steiß-Länge. GIJZEN (1958) beschreibt, daß die Ohren noch sehr klein sind bei dem Fetus von 33,5 cm Länge. In unserem Fall sind die Ohren schon relativ viel größer geworden, obwohl sie noch nicht 50 % der Kopflänge in Anspruch nehmen wie bei dem geburtsreifen Tier (GIJZEN, 1958).

Zum Vergleich sind hier noch einige Angaben über drei Giraffennachgeburten mitzuteilen. Das Material wurde mir vom Rotterdamer Zoo freundlichst zur Verfügung gestellt. Die Länge der Nabelschnur betrug in einem Fall 46 cm, nämlich 21 cm an der Nachgeburt und 25 am Bauch des Jungen. Die Scheitel-Steiß-Länge war 92 cm, und die Länge der Nabelschnur war also 50 % der Scheitel-Steiß-Länge des Neugeborenen. In den beiden anderen Fällen war die Länge der Nabelschnur nicht mehr so genau zu rekonstruieren. Die Zahl der Placentome wurde zweimal bestimmt, sie betrug bez. etwa 60 und 80 bis 90, also viel mehr als beim Okapi. Am Amnion und an der Nabelschnur wurden nur sehr wenig Amnionperlen gefunden, während sie beim Okapi zahlreich vorhanden waren. Wahrscheinlich findet eine Rückbildung in der zweiten Hälfte der Tragzeit statt, genau wie dies beim Hausrind der Fall ist (NAAKTGEBOREN und ZWILLENBERG, 1962).

Zusammenfassung

Die Anatomie einer etwa 6 Monate trächtigen Okapigebärmutter wird beschrieben und verglichen mit Befunden an Rinderuteri und Rinderfeten sowie einigen Giraffennachgeburten.

Summary

The author describes a pregnant uterus of an Okapi, which was about 6 month pregnant. These data are compared with data of pregnant uteri and foetusus of cattle and with the embryonic membranes of the giraffe delivered after parturition.

Literatur

BURCKHARDT, R. (1906): Demonstration eines Okapi-Embryo. Verh. der Deutschen Zoologischen Gesellschaft, 262–263.

GIJZEN, A. (1958): Notice sur la réproduction de l'okapi *Okapia johnstoni* (Sclater) au jardin zoologique d'Anvers. Bull. de la Soc. Roy. Zool. Anvers **8**, 1–62.

GIJZEN, A., et MORTELMANS, J. (1962): Notice complémentaire sur l'okapi *Okapia johnstoni* (Sclater), sur sa réproduction et ses maladies au jardin zoologique d'Anvers. Bull de la Soc. Roy. Zool. Anvers **30**, 1–66.

Ludwig, K. S. (1962): Beitrag zum Bau der Giraffenplacenta. Acta Anat. **48**, 206–223.
Naaktgeboren, C. (1960): Das embryonale Wachstum des Rindes mit besonderer Berücksichtigung der für die Geburt wichtigen Körperteile. Zft. Morphol. Ökol. Tiere **48**, 447–460.
Naaktgeboren, C. (1963): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. Diss. Amsterdam und Bijdr. Dierkunde **32**, 1–50, 1963.
Naaktgeboren, C., und Zwillenberg, H. H. L. (1962): Untersuchungen über die Auswüchse am Amnion und an der Nabelschnur bei Walen und Huftieren, mit besonderer Berücksichtigung des europäischen Hausrindes. Acta Morph. Neerl.-Scand. **4**, 31–60.
Owen, R. (1849): Notes on the birth of the Giraffe at the zoological gardens, and description of the foetal membranes and some of the natural and morbid appearances observed in the dissection of the young animal. Trans. Zool. Soc. London **3**, 21–28.
Romeis, B. (1948): Mikroskopische Technik. Leipnitz-Verl. 15. Aufl. München.
Postma, C. (1947): De ouderdomsbepaling bij runderfoetus. Tijdschr. Diergeneesk. **72**, 463–531.
Reynolds, S. R. M. (1952): The proportion of Wharton's jelly in the umbilical cord in relation to distention of the umbilical arteries and veins, with observations on the folds of Hoboken. Anat. Rec. **113** (3) 365.
Zietzschmann, O., und Krölling, O. (1955): Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere. Parey Berlin und Hamburg.

Anschrift des Verfassers: Dr. C. Naaktgeboren, Zoologisches Laboratorium der Universität von Amsterdam, Plantage Doklaan 44, Nederland

BEKANNTMACHUNG

40. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. vom 3. bis 7. Oktober 1966 in Amsterdam

Auf die vorläufige Einladung in Heft 1, 1966 wird verwiesen. Weitere Vortragsmeldungen sind eingegangen. Es wird gebeten, Vorträge bis zum 20. Juli 1966 anzumelden bei Privatdozent Dr. Herwart Bohlken, 23 Kiel, Neue Universität.

Eine ausführliche Einladung mit Formularen für Anmeldung und Zimmerreservierung wird in Kürze an alle Mitglieder verschickt. Weitere Einladungen für interessierte Freunde der Säugetierkunde können angefordert werden bei

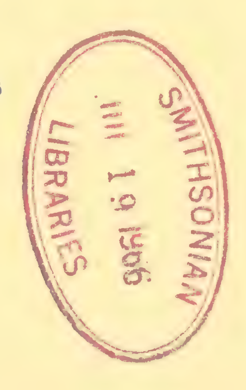
Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre, 23 Kiel, Neue Universität
oder
Dr. H.-G. Klös, 1 Berlin 12, Hardenbergplatz 8, Zoologischer Garten.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · HEFT 3

Juni 1966





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdrucke: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 76,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 15,[illegible] DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 31 (1966), H. 3, S. 177—256

On sociology and behaviour in impala
(*Aepyceros melampus suara* Matschie)

By Rudolf Schenkel

Eingang des Ms. 2. 3. 1965

Introduction

The horned ungulates or bovidae offer a challenging opportunity to the study of homologous behaviour patterns. Like Cichlids, Anatinae, Laridae, Pelicaniformes, Phasianidae etc. they represent a group with many, closely related, yet different species, i. e. with a rich radiation. Furthermore in bovidae as in the above mentioned groups the innate components of behaviour are well pronounced. But while those groups of fish and birds stimulated a considerable number of studies on homology of behaviour, none of the mammal groups has so far been thoroughly investigated in this sense. Some steps have however been made in this direction (Antonius, 1937; Seitz, 1941; Leyhausen, 1956; Walther, 1958; to mention a few representatives). But obviously these studies are hampered by one or both of the following facts:
1. The observations were carried out with captive animals and lack the sociogical background of wildlife conditions;
2. The comparative studies do not include all the species of a family or relation group, but only a casual selection.

This applies also to bovidae. Only for a few species certain sectors of behaviour have been carefully surveyed (Walther 1964a). Only during the last few years a small number of species of bovidae has been thoroughly investigated under wildlife conditions. Some of these studies are still in progress: McHugh (1958) the American bison, Buechner & Schloeth (1965) the Uganda kob, Estes (1965) the wildebeeste, Kiley-Worthington (1965) the waterbuck, Walther (1964b) Thomson's and Grant's gazelle. But many more species of bovidae are only superficially known in sociology and behaviour.

This paper deals with the behaviour of impala. The way of life of the species is outlined, the social relations and the behaviour patterns proper to the species are examined.

During most of 1963 and partially in 1964 the author observed impala in Nairobi National Park and the region of Kipleleo, Aitong and Mara Bridge (Mara Masai Game Reserve) in Kenya. Further observations have been made during shorter visits to Tsavo National Park, Amboseli Game Reserve and Manyara Park.

A. Remarks on the ecology of impala

1. Habitat

In the study areas the three basic characteristics of an impala habitat are:
- a. cover, either relatively thick bush or light forest with undergrowth and grass patches;
- b. water available during most of the year;
- c. a slope or slopes, ranging from slight to moderate; the latter condition is normally implied in a. and b.

Sometimes impala move out of their main habitat to adjacent grass plains, but the abandonment of the home ground for any length of time is only likely to occur under exceptional circumstances (see B. 5b).

Zones with specific impala habitat are often restricted, and therefore there may be little contact between such population-units. If undisturbed the herds as well as the individual animals stay in a preferred area of their home range. Some of the individuals or herds can be observed for many days within the same area of 200

to 400 yards radius. Sometimes, however, spontaneous day to day movements of up to half a mile or more may occur. A quick change of locality is most often caused by disturbance. Serious disturbance can result in a sudden move over half a mile or more, temporarily out of the normal home range.

2. Overlapping of habitat

There is a considerable number of other herbivores, mainly ungulates, whose habitats partially overlap with those of impala (see Lamprey 1963). Grant's and Thomson's gazelle live more often in open plains, but are frequently seen in impala areas. This is also true for Burchell's zebra, kongoni, topi (Mara region) and, to some extent, wildebeeste. Forest and bush species such as bushbuck and dikdik, and also the waterbuck live partially in impala country. In the areas studied giraffe, baboon and warthog are also seen in impala habitat.

3. Association with other herbivores

The above mentionned species not only share their living areas with impala, but often appear in association with them. In the case of giraffe, warthog, waterbuck and dikdik the association appears to be fortuitous or at least unstable. But in the case of gazelle, zebra, kongoni, topi, bushbuck, baboon and, less frequently, wildebeeste, there is a tendency to join actively with impala and vice versa. These mixed groups often feed, rest and move together, a correlation in behaviour which must depend on a "parasocial need" or association-tendency, and which has a survival value, representing a cooperation in the avoidance of predators. It can frequently be observed that an alarm given by members of one species alerts the whole association. Apparently the benefits of this cooperation even outweigh the disadvantages of a large number of animals feeding within the same limited area.

4. Predators

Lion, leopard, cheetah and hunting dog prey on impala of any age. Eagle owl, and possibly a few of the larger eagles, prey on small lambs. Lambs as well as sick and injured impala fall victim to hyaena and jackal. Casualities recorded during the period of observation were:

Predator	*Impala killed*
Lion	2 juveniles
Leopard	1 female
Cheetah	1 female
Hunting dog	1 female, 1 juvenile
Eagle owl	1 juvenile
Jackal	1 juvenile

But despite the wide variety of natural predators, their pressure on the impala population seems to be low. This is due in part to the nature of the impala habitat and in part to the technique of avoidance developed by the species. As far as our observations have shown, only human interference can really endanger the existence of the species. Permanent timidity and shyness in impala are solely induced by contact with man.

5. Injuries

In the Kipleleo area a few impala with injuries were observed such as cuts of varying severity, one broken leg, other injuries of the locomotory system causing limping. These injuries can be attributed to the rocky and rugged terrain of Kipleleo and Ol Joro Orowa and in the case of males to fighting (see E. 4c). The examination of one male shot at Kipleleo revealed several superficial cuts and grazes on the muzzle, forehead, ears, lower chest and shoulders (WATERIDGE, personal communication). Some of these may have been the result of fighting, others of pushing in haste through dense bush. In the Nairobi National Park several males were seen that had lost one horn or part of a horn, almost certainly while fighting. Over several months one lame female was observed with an enormous, partially necrotic tumour at the carpal joint of one foreleg.

B. On formation and general behaviour of social groups or herds of impala

1. Group composition and solitary animals

Impala normally live in herds of which two main types can be observed:

a. *Female or breeding herds* consist predominantly of females numbering from two to 100 or more together with dependent young animals and with one dominant male (herd male).

b. *Male or bachelor herds* consist of from two to about 60 males, including yearlings, fully grown and perhaps some old individuals.

In the Forest Area of the Nairobi National Park, with its many small valleys and relatively dense vegetation, these two types of herds are normally clearly separated; they are comparatively small and stable in composition. In more open country (e. g. the Kipleleo area, the Somali Ridge and Athi River Basin in Nairobi National Park) the female herds are less stable. Two or more female groups may join together, but later the resulting larger herd will split again in an unpredictable manner. In open country female and bachelor herds are often seen side by side, moving together for hours. It was mainly here that other social groups were found which did not fit in with the herd types already mentioned.

In all the observed impala populations the female herds are denser than the male herds, the individuals staying closer together. Bachelor herds are more spread out. In addition, some adult bachelors show a high degree of independance and may be found more than 200 yards from the nearest male herd. Yet in many cases they maintain a social connection with the herd, which is made evident by frequent listening and looking in its direction and by participation in its general movement during the day. Females were observed in isolation shortly before lambing and during the succeeding period when the lamb did not follow its mother continuously, or in cases of sickness.

2. Factors affecting herd formation

a. Female and immature impala are gregarious; the social bond however is not homogenous throughout the herd. Often, when an apparently old female starts moving with a definite motivation, she is immediately followed by one to three adult females, and perhaps by a few immature individuals and lambs. These animals, which seem to be especially attached to one another, are almost certainly a mother and her daughters of former years with their respective offsprings. In relaxed situations another type of social bond may prevail: the tendency to join among individuals of

the same age group. Within the female herd the smaller lambs often keep together; yearlings can be seen playing in a subgroup. Mothers with very small lambs may also form a subgroup within the female herd. It has to be assumed however that the formation of the larger female herds is not only due to these special social relations, but to a more general social bond between all the members, which in females can be lacking or is blocked during the lambing period.

b. The dominant male contributes to the herd formation by shepherding the female herd more or less intensely, especially during the daytime, thus keeping it a compact community. He urges stragglers to join a slowly moving herd by a kind of "nodding", a symbolised butting (or a butting "intention-movement") (Fig. 1). If, for any reason



Fig. 1. Dominant male urges stragglers to join his female herd

(usually flight induced by danger) the female herd is split up, the male has been observed to go in search of detached females and to shepherd them back. Sometimes single females attempt to leave the herd and, if the dominant male interferes they try to avoid him by flight. The male may then follow in full gallop chasing such a female either until she rejoins his herd or he may finally give up the chase.

c. The special relationship between a dominant male and his females implies male competition over the possession of females. In fact, it is through successful competition that one male becomes "owner" of a female herd, and he maintains his position by an intolerant and aggressive attitude towards the other males. He chases young males out of the female herd when they are 10—12 months old. This is especially pronounced at times when fully adult rival males, trying to establish a female herd of their own, contest his privileges. Then the chasing of young males that are still attached to their mothers represents "displacement activity": instead of attacking the strong rivals he "goes for" the weaker youngsters and thus demonstrates his superiority without taking a risk. If his demonstration fails to stop his real rival, he will threaten or even attack him.

d. The dominant male's herding activities and his intolerant and aggressive behaviour are often combined with various forms of courtship. When he has chased away a rival and has returned to his herd, he will often go from one female to the next addressing special "courtship gestures" to each one (See D. 4).

e. When the male yearlings are driven away from the female herd and thus separated from their mothers, they join the bachelor herd, within which they sometimes form a temporary subgroup, keeping closer together than the adult males. Bachelor herds are not shepherded. Furthermore, the adult male impala has not such a strong tendency to aggregate with individuals of his own sex. In dominant males and their challengers gregariousness must be connected with sexual drives, the striving for a female herd and the intolerance towards any rivals that are in possession of females. In the male impala there seems to be hardly any dominance drive as such. Sometimes a bachelor may cause another one to step aside by a nodding of his head. But only in the presence of females possessive behaviour and vehement competition are induced. On two occasions two adult males were seen that owned the same female herd without showing reciprocal intolerance and competition during a few days of observation.

3. The dynamic aspect of impala herds

a. Impala herds are unstable. It is male competition and the resulting dominance of a few males that principally influences the size and composition of the female herds throughout the year and especially during the seasonal mating "peaks" (Mora-Kipleleo: January to March and sometimes early April — L. Wateridge, personal communication. In Nairobi National Park 1963: February to April and August to October). During these periods adult bachelors try more assiduously to establish contact with the females and to acquire breeding herds of their own. A so far dominant male may then lose part or all of his herd to a new dominant male.

b. Females also contribute to the disruption and changing status of a herd. Three observations are described here:

1. At Kipleleo a dominant male was herding a large number of females, trying to prevent them from moving in the direction of a nearby bachelor herd. Towards the evening a number of females suddenly broke out of the herd. The efforts of the male to retain the females were not successful, and more and more deserted him in small groups. They moved to an area where they normally passed the night and there another male started courting them.
2. In the Forest Area of Nairobi National Park a breeding herd, guided by an old female, was moving in the direction of another female herd. Despite the intervention of the dominant male some of the females of the first herd left and joined the second one.
3. On several occasions during peak mating activity, female impala, alone or accompanied by immature animals, were observed to leave their herd and join a nearby bachelor herd, where they provoked courting behaviour and competition amongst the males.

c. Females leave the herd before lambing. Highly pregnant females are observed alone or in small groups of two to five. After the birth the mother can still live in isolation from the herd with her lamb hidden in undergrowth most of the time. She may be joined by her yearling of the previous year. Frequently a few mothers with their lambs live as a small group apart from the herd. Such isolated mothers with their offsprings may later return to the original herds, or they are courted and herded by a bachelor who attempts to form his own herd.

4. Leadership and social moods in behaviour

a. With impala, as with many other gregarious vertebrates, activities are "contagious" within the herd. The herd is not only the result of integration in space and time but also in activity. It is however exceptional that all the members of the herd

simultaneously perform the same activity. Usually, one individual starts a new activity and this is taken up by others and gradually spreads through the herd. Some may, however, continue their previous activity, the response to a behaviour impulse not being identical in every animal at every moment. Feeding, resting, standing or lying, ruminating, lifting the head on the alert, cleaning etc. appear as "moods" of the herd.

b. Sometimes the herd is divided into subgroups each characterised by its own activity. For instance, in a female herd, the small lambs are resting together, their mothers are feeding nearby, the rest of the adults stand ruminating, while yearlings are indulging in playful canter. Another type of subgroup behaviour may be mentioned here which impala share with many other antelopes: when a slightly disturbed herd runs off and then stops, most of the lambs join their mothers and start suckling.

c. In some types of herd activity impala have developed a high degree of coordination, as for instance, with mutual licking, which may spread through a herd together with individual cleaning activity (See C. 4.). Again several components of coordination govern the herd movements from one place to another. In female herds an adult female moving decisively in a certain direction induces nearby individuals to follow, then more and more members of the herd join the movement. The lead function is often taken by a mother with a lamb, while the dominant male brings up the rear. The functional differentiation between such a leading female and her followers is most pronounced when an area of high grass or dense shrub has to be crossed. The leader then has the neck upright, the ears erect, directed forwards or turning to the right or left in order to catch a sound. She stops frequently and abruptly, such phases of sudden immobility being most marked in her head. The herd follows in single file, the gait of the followers shows much less tension. In certain circumstances it is not only the decisive manner of an individual's activity, that induces other members of the herd to follow, but the fact that its behaviour includes conspicuous ritualized signs which have a releasing function. This is especially so with alarm and escape signs (See C. 5.).

5. Daily activity – programme

a. It has not yet been possible to observe impala thoroughly during the night, and in this respect our notes are incomplete.

The activity of impala depends largely on the external situation, disturbances being most important. As we shall note later (See C. 5.) impala are readily alarmed. It could not be decided whether there is an innate releasing mechanism reacting automatically to some characteristics of predators, but there is no doubt that the alarm quality of a situation is shaped by experience and "tradition" within the social groups. In particular the reactions to man differ greatly from place to place depending on past experience with human interference. In Nairobi National Park for example, where shooting has not been practised for many years, it is possible to pass within a few yeards of an impala herd in a car, or within twenty yards when on foot. The impala walk away slowly while being watched by a stationary observer. On the other hand, in the Kipleleo and Mara Bridge areas where impala were hunted until about three years ago and are consistently subjected to varying human disturbances, they often run away if a car appears within 100 – 150 yards, or as soon as they see a man on foot. It seems that in areas where the impala are often disturbed, they are more active during the night, as they are when less subjected to human interference. Disturbances can induce changes in activity as well as in locality.

b. Another factor influencing the behaviour of impala is the weather. When it is very hot, impala like to lie down, in rain they often stand close together. Climatic

conditions may indirectly modify the behaviour of impala by affecting the soil surface and plant growth.

In the Nairobi National Park the dry grass of a limited area was burnt in September 1963. When the new grass sprouted, the impala herd which normally inhabited the adjacent slope, moved down to the plain and stayed there for several days. L. Wateridge has reported, that at Kipleleo, during the excessive rains of November 1963 to March 1964, the plains became waterlogged and later the grass grew very high. During this time the impala extended their movements to the high and steep slopes of Kipleleo and Ol Joro Orowa, avoiding the lower slopes and the adjacent grass plains, which are normally the preferred area within their home range.

c. Because of the highly variable external factors influencing impala behaviour only a generalized account of the daily sequence of activities can be given. In the early morning impala feed. The herds are rather spread out and the herding activity of the dominant male is low. During a period of extensive observation at Kipleleo in August 1963, the major part of the local impala population was found each morning on the same slope, with female and bachelor herds more or less mixed. Several times a disturbance caused this herd complex to move off down the slope. When undisturbed the animals moved slowly down to the lower bushy slopes and grass plains, feeding as they moved. Here changements in the social structure of the herd complex developed; one or two dominant males started to herd females and to drive bachelors away, thus forming compact female herds. Most of the bachelors gathered in loose herds, while others — and also two to four small female groups — remained scattered over the whole slope. During the morning feeding, cleaning and playing moods could be seen in the herds.

As the day gets hotter more and more individuals lie down and ruminate. Towards the evening feeding activity increases again, and as the light fades the herds move towards the area where they pass the night (at Kipleleo areas on the slopes which offer a good sight in all directions). During this move the herd organisation often changes again. In the Nairobi National Park impala often lie down in the dusk. At Kipleleo they seem to be more active at night. Males have been heard to roar at 10 and 11 p. m.

C. Behaviour patterns of normal daily activity

1. Feeding, resting and ruminating

a. Impalas are browsers and grazers. When browsing, the animals may stay at the same place for several minutes. Grazing is normally combined with a continuous slow shifting. As stated above (B. 4.), feeding is a herd activity. Yet this does not exclude that within the herd it is combined with some other activities, e. g. resting and ruminating or play cantering. The feeding activity is always a combination of several behaviour patterns. The animal pulls up a mouthful of grass or plucks some leaves away from a bush. It then chews the food briefly and swallows it, steps forward to reach new food, and so on. During all this time it may flick its tail sideways once or several times, or flick its ears. Very often after pulling up food, the impala raises its head, erects its ears and remains motionless while chewing the food. Sometimes this watchful posture is maintained even longer. In general the individuals feeding at the periphery of the herd lift their heads in an outward direction from the herd, and have shorter feeding and longer watching phases than individuals in the centre of the herd. They sometimes stop feeding for several minutes remaining motionless in "watching posture". These behaviour patterns accompanying feeding must be interpreted functionally as measures to detect predators. (See C. 6.).

b. During feeding, especially grazing, impala normally move slowly in one direction. This is true not only for single animals, but for entire herds. Neither female nor male herds are guided by a permanent lead animal (See B. 4.). The dominant male rarely leads the female herd; one of the females determines the direction. However the male does exert a certain influence in keeping the females together and preventing them from joining bachelors or the herd of another dominant male.

c. At every hour of the day, within a feeding impala herd, some animals can be at rest, yet in the heat of the day often a whole herd is resting, most of the animals lying close together in the shadow of a tree, or more dispersed in the open. Some individuals (especially old females) often remain standing even while all the others are lying. An animal at rest may stretch out its head along the ground, but the normal resting and ruminating position is with lifted neck and head. Feeding, resting and ruminating are herd activities. "Infectivity" of behaviour influenced by each individual's level of motivation and activities that function as means of protection, are never missing entirely throughout the whole herd.

2. Drinking and salt licking

Unlike gazelle, impala go frequently to water. It cannot, however, be stated that when water is available, drinking takes place every day or at a fixed hour. Impala can survive for a limited time in regions where surface water is lacking. When moving towards water herds are in closed formation. Not all individuals drink simultaneously: some drink while others remain watchfully nearby, an informal rotation taking place. An impala drinks for less than half a minute. The animal never steps into the water, but always drinks from the edge of the dam, pond or swamp.

In Nairobi National Park and in the Kipleleo area impala herds were observed visiting a salt lick. These visits do not occur regularly and certainly not every day. Salt licking, too, is a herd activity.

3. Urination and defaecation

As in many other ungulates and in other mammals, urination and defaecation have certain social aspects.

a. Urination and defaecation, like other activities, are infective within the herd. When – without external stimulus – one animal starts to urinate and/or defaecate, several others will do so immediately.

b. Sometimes an external stimulus induces urination and/or defaecation: when a herd is not completely at ease, for instance, with an observer nearby, urination and defaecation can propagate through the whole herd like a wave.

c. Urination plays a functional role in the male-female contact, but this role is much less pronounced and developed than in many other ungulates. In impala no fixed behaviour pattern can be observed by which the male stimulates urination by the female. When he is tending a female near or in oestrus, the dominant male regularly shows sniffing and/or licking of her urine followed by "Flehmen" [1]. Otherwise the behaviour pattern may or may not follow urination by a female. After "Flehmen" the male occasionally urinates and/or defaecates himself.

d. In male to male contact there is no urination ceremony at all. Compared with

[1] "Flehmen" (SCHNEIDER 1930–1934) – the animal lifts its head, the nose pointing upwards, contracts the skin muscles of the nasal region and draws the upper lips upwards, baring the gums of the upper jaw, thus causing wrinkles of the nose and changing the shape of the nostrils. "Flehmen" is widespread among ungulates but occurs also in lion and tiger. Its function is chemoreceptory testing.

other ungulates impala show a very low degree of ritualisation in urination and defaecation, and correspondingly these activities do not play an important role in social contact.

4. Comfort behaviour

a. The behaviour patterns of scratching and cleaning show little variation in impala. Those observed are:

1. Scratching of muzzle, cheek and ear regions with the hoof of a hindleg;
2. Licking of back and sides of the body, of the belly and sometimes of the front and hind feet.
3. Social licking of the head, throat, neck and forebreast.

Cleaning behaviour often spreads through the herd as a mood. In the case of social licking a higher degree of coordination can be observed. Two animals join facing one another. Then one animal licks the other with a few strokes of the tongue, stops and is then licked by the other. Alternate licking may continue for several minutes. It occurs in male and female herds.

b. A special type of front rubbing in the male impala will be mentioned later (D. 4.). All impala often show ear and tail-flicking, especially in the heat of the day. This is presumably, a reaction to the irritation by flies. In the rain impala often lift a hindleg and shake it.

5. Avoidance of predators

a. The general vigilance of impala is assisted by certain immanent patterns of behaviour and of posture which all increase the probability of detecting a potential enemy. Those already mentioned are:

- — the gregarious tendency
- — association with other herbivores
- — a complex vigilance behaviour within the herd while feeding, resting, drinking and moving; especially the lifting of head and neck in a motionless posture with the ears playing in upright position (Fig. 2)
- — a sudden phase of immobility of the head when walking through shrub or undergrowth.



Fig. 2. Vigilance in an impala herd. Every direction is under sensory control by some individuals

A watchful posture is shared by most ungulates. A phase of immobility of the head while walking can be observed in a large variety of mammals and birds living in well covered habitats with mainly vertical growth patterns, e. g. bushbuck, dikdik, duiker, or herons, bitterns, game birds.

In ungulates, these behaviour patterns must be considered in connection with position and structure of the eyes:

The eyes are more or less protruding at the division of the head's frontal and lateral surface;

The pupil is horizontally elongated and in the retina there is a corresponding elongated zone of higher sensitivity;

When the head changes position, the eyes automatically rotate in their orbits to keep the zones of higher sensitivity and the pupils horizontal.

When the head remains motionless, the eyes can overlook the surrounding plain and record anything jutting out of or moving in the plain. In a habitat with vertical structures they record movement and position in relation to the structures.

b. When impala are alarmed without apparently seeing the disturbing subject, their behaviour takes on the character of a detecting technique. The ears rotate in the direction under suspicion. The animal scrutinizes the spot, the head being held obliquely. If cover partially hides the cause of disturbance, the impala may (as does the European roe deer) move its head sideways and up and down in an effort to locate it exactly.

c. Sometimes the impala will lower its head as if about to start feeding and then suddenly look up and remain motionless. It is very likely that this behaviour sequence is another detecting technique, adapted to the normal reaction of stalking predators, which is to approach their prey as soon as it starts feeding.

d. When impala have identified a disturber, but are not greatly frightened by him, they face or turn away from him, rotating the ears in his direction. If he now makes a sudden noise, they will face him again. In cases of alarm of greater degree, they face him, remain motionless and suddenly give the alarm cry – a very sharp snort. Then a few tense steps are taken followed by immobility and the nervous snort again.



Fig. 3. Starting the flight with head jerking upwards

e. The final reaction to persistent disturbance is invariably flight, but there are many variations of "style" to these escapes. Following disturbance of low degree, an impala herd may walk away slowly. Individuals at the rear of the herd often catch up in a short canter. Again the first escape action may be a sudden start with a conspicuous head-jerking upwards (Fig. 3) followed by a fast gallop, which soon slows down. The impala then stop and turn to look at the disturber before quieting down.

f. After a serious alarm impala flee at full speed, some performing the well known high jump in every direction. This may be observed more often in shrub and bush cover than in open grassland. Functionally, these jumps enable the impala to observe its enemy while escaping; they also have the effect of confusing predators whose hunting technique involves concentration on a single animal. Sometimes the escape reaction is released by situations that can not involve much or any danger; e. g. two zebra pass nearby chasing each other in play, a male Thomson's gazelle is chasing a female, a zebra scratches its skin on a small dead tree which suddenly breaks with a crack. In some of these cases the presence of the observer may have induced a higher

degree of "escape readiness", and in the sense of stimulus-summation (SEITZ, 1941) only a little extra stimulus was necessary to release the escape reaction.

g. It was noted earlier that the reactions of impala to man depend on their previous experience of human beings and are entirely different in different regions. In this connection the adaptability of avoiding and escape reactions is very striking.

6. Playing

a. It is not intended to discuss thoroughly which behaviour patterns of impala should be considered as play and which not. But some major characteristics of play may be mentioned. Most animal activity reveals an urge, tendency or drive, which "aim" at either a "consummatory situation" or a "consummatory activity" (CRAIG 1918). To have the stomach full of food, to own a territory, nest, burrow or a sex partner, to keep a certain social status, to get warm in sunshine or cool in water are consummatory or aim-situations in animal life. Mating is perhaps the most pronounced example of a consummatory activity. Hunting, eating, ruminating or fighting, on the other hand, not only appear as means of attaining an aim-situation, but are to some extent aims in themselves.

When an animal has attained a consummatory situation or performed a consummatory activity, it will be satisfied until the urge or drive rises again.

In contrast *Play* does not aim at a consummatory situation or activity, and even if the play involves certain aims, it may be repeated again and again, perhaps with variations, irrespective of whether the aim has been reached or not. In ungulates it is not very easy to recognize the different kinds of play. We have a much better understanding of play activity in primates and carnivores, chiefly because they play with objects and partners, as we do ourselves. But two types of activity in impala can be recognized as plays: "canter plays" and "play fighting".

b. Canter plays were observed only in breeding herds. Normally a yearling starts the play, galloping around, erecting the white tail, and performing a few high jumps, followed by a sequence of "style jumps" in which all four legs jerk the body off the ground at once, "pronking". A "style trot" is also very often performed by pushing with one front leg and alternate hindleg simultaneously, to give an "affected" gait, bouncing at every step, "stotting". "Pronking" and "stotting" can be observed in many ruminants, especially in deer, and in bovides from Thomson's gazelle to the American buffalo (bison).

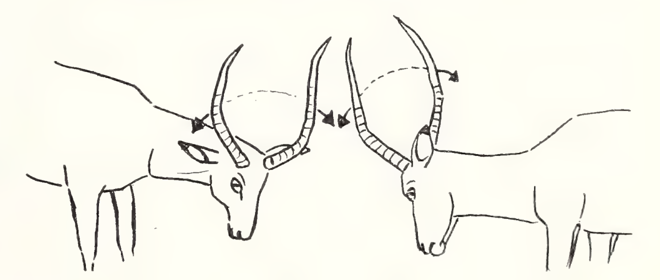


Fig. 4. Front to front position in playfight. The arrows indicate the head-and-horn rotation

It may be mentioned here that "pronking" and "stotting" are performed by certain ruminants after detecting a predator (Thomson's gazelle, Grant's gazelle, kongoni).

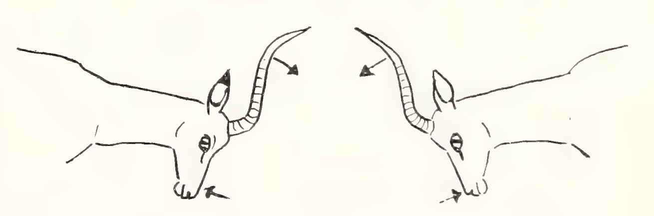


Fig. 5. Butting intention movement in playfight

Both seem to have similar functions to the high jumps in impala together with an alarm function for all members of the species (B. 4.).

Impala have yet another performance that seems to be peculiar to this species. It is a special type of gallop in which the hindlegs are thrown up together, then both forelegs alternately; the result is an exaggerated "rocking". Sometimes the hindlegs are flung up so energetically that the forelegs can push twice before the hindlegs again touch the ground. Only in Grant's gazelle a similar but much less elaborate performance was observed.

The young impala starting the canter play with galloping, normal and style jumping, stotting and rocking, moves away from the herd, then turns back, passes near the herd and moves off again. As it does so, very often the younger animals (and sometimes even adult females) join this performance thus forming a play group. They move together in a close but changing formation, sometimes in single file, and always moving in a more or less circular tour. From time to time the playing impala stop, draw breath, then start all over agin. Suddenly or gradually the playgroup dissolves, its members rejoining the rest of the herd in its activity.

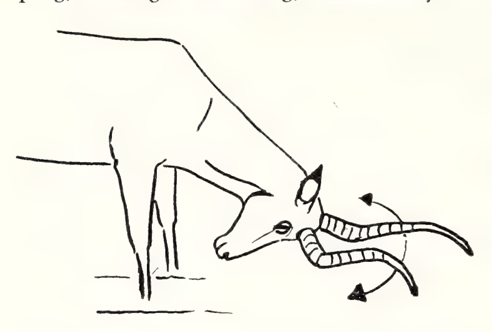


Fig. 6. Horn shaking. It occurs in playfight and as a dynamic form of showing off between rivals

c. Play fighting occurs among males only, from juveniles still tolerated in the female herd up to adult bachelors. Youngsters in bachelor herds play most frequently. Play fight or fight proper can be clearly distinguished, but transitional stages exist.

In play fights the situation does not indicate competition over social dominance or ownership of females. The style of the movements does not reveal great tension and most of the corresponding displacement movements do not occur. The animals do not push or beat or twist vigorously with their horns. Movements are performed that in a real fight would be useless or even risky. The main patterns of play fights are:

1. remaining motionless in the front to front position *(Fig. 4)*
2. facing each other without touching, and rotating heads and horns around the neck as axis *(Fig. 4)*
3. performing simultaneously "butting-intention movements" *(Fig. 5)*
4. butting with horns sometimes hardly touching each other
5. butting more energetically, but still without social tension
6. standing with interlocked horns, pushing only slightly
7. jumping away from the partner, followed by frolic jumps and horn shaking in various ways *(Fig. 6)*, turning round once or twice and returning to the partner.

It should be mentioned that play, though lacking the aim of a consummatory situation or activity, is not without function; in fact play often exercises behaviour techniques and has an important part in social integration.

D. Herding and general courting

1. Herding and chasing

The dominant male's herding activity, and aggressive attitude towards other males have already been mentioned (See B. 2. and B. 3.). Both are intensified in the case of

aroused male competition and especially when a disturbed herd complex is disorganised after escape. Males and females may then be considerably scattered and mixed, the females forming casual subgroups around some leading individuals. In this disorganised situation special types of social activity are observed: one female of such an accidental subgroup may go in search of another female, perhaps her mother; she will listen, look and eventually walk towards another female group. Often movements of this kind are joined by entire subgroups, and this results in a general tendency of most females to get together. This tendency is, however, often interfered with by males: some of the bachelors try to herd and court isolated female groups. This activity is soon opposed by the dominant male. Roaring, with his tail lifted (See D. 3.), he starts chasing single females through the whole scattered herd and young males out of it. Sometimes he walks to an open place near the scattered herd and stands motionless in "proud" attitude. Then he again chases a young male or a female. These dynamic and static types of display slowly induce the females to join up and the bachelors to keep more and more distant from them. The dominant male then begins to circle the collected female herd and to walk or canter between it and the bachelors. From time to time he suddenly pursues a yearling or passes slowly with a proud gait in front of an adult bachelor, causing him to keep his distance. Having established dominance and order by this predominantly aggressive activity, he will then begin to direct courting behaviour towards the females (See D. 2.).

2. General courting of dominant males

Herding and chasing could be summarised as activities with clearly aggressive components of different strength. The dominant male also addresses to his females an "erotic" or courting display, especially in alternation with aggressive activity against rivals.

a. *Nose forward posture with empty ("vacuum") licking (Fig. 7):* The male walks some steps in the direction of a female with lifted nose, so that neck and head are pointing forward in one horizontal line, the horns consequently being lowered backwards. The male then performs an empty "licking movement". After a few steps the male changes direction, addressing the same gesture towards another female. Sometimes the female walks away with the male following for some steps, his licking then being directed towards the hindquarters. As we shall see later, the male impala also makes this licking gesture (in a slightly different form) as part of his premating behaviour (See F. 2.). In various forms, the same licking gesture can be observed in the courtship of many bovidae and cervidae, and it is very likely that there is a close relationship to the most important infantile activity – suckling. It is a common fact in birds and mammals that patterns of infantile behaviour are often related with those of sexual and caressing contact, i. e. based on the same dispositions.

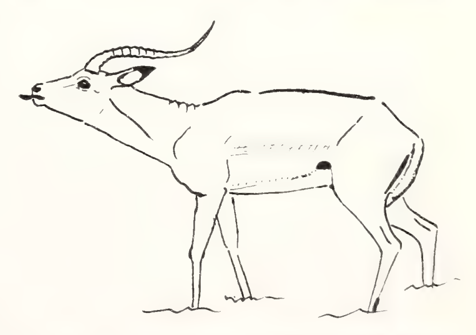


Fig. 7. „Nose forward posture“ with empty licking

b. *Pawing and licking gesture and lateral display:* The dominant male often performs a special display when females of his herd are lying on the ground. Two forms were observed:

1. Pawing and licking gesture: he approaches the female from behind, performs a pawing movement with one foreleg, during which he often touches the rump of the female. The female then rises and

walks away, the male following for a few steps, making licking movements in her direction.

2. Lateral display, observed in quite similar circumstances: At Kipleleo a male circled a female who was lying down, then stopped at her side, showed a quivering movement of the lowered tail with the white hair of the sides and undernath erected, then lifted his tail, stretched his nose forward and turned his head partly towards her. The female normally rose to her feet, whereupon the male went off to the next recumbent female and repeated his display. As the impala in the Kipleleo region were shy, these observations were made by binoculars from a hill at a distance of about half a mile. It is thus uncertain whether this description of the male display is complete or not. On Somali Ridge, Nairobi National Park, the male circled the female as described above but then bent his head sideways down to sniff the female's perineal region *(Fig. 8)*.

c. *Rising on hindlegs (Fig. 9):* This display was observed only in situations of strong competition, several times between a herd owner and a rival who was about to herd one of the other's females, and three times between members of a bachelor herd, after a female had deliberately joined them. In the following conflict one bachelor proved to be dominant chasing all the others away from the female.

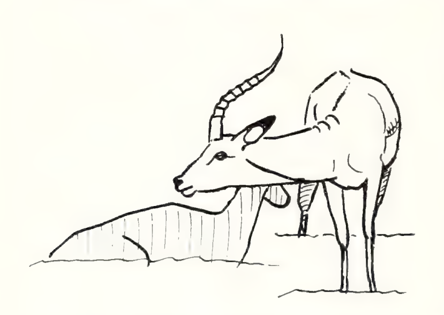


Fig. 8. Lateral display. The male bends his head sideways down to sniff the female's genital region

In all these cases the male after threatening his opponent(s) came back to the female with tail lifted; rising on his hindlegs a few yards away from her, he walked a few steps on two legs in her direction while she moved slightly away. He then dropped to his forelegs and remained motionless and the female also stopped moving. During this display the male shows a partial erection of the penis.

Apparently this courtship sequence is derived from the act of copulation. Similar patterns of male courtship occur in other antelopes (e. g. wildebeeste, hartebeeste, Grant's gazelle). From a more comprehensive point of view it may be stated that symbolic sexual activities such as symbolic spawning (fish) and copulation (birds, mammals) are widespread courting activities amongst vertebrates.

d. *Grunting display.* When a female herd is moving near bachelors the dominant male in the middle of his females often turns left face and right face and produces a grunting sound through the nose in a quick sequence of about two per second, "a-a-a-". This soft sound is combined with an audible expiration. The male's posture shows a certain tension, neck upright and nose lowered, reminiscent of a fallow stag in rut. This display seems to have a functional value in attracting the females to the dominant male and thus preventing them from desertion.

e. *Bleating display.* The dominant male shows the grunting display while moving within the female herd. On several occasions the greater part of a female herd was seen moving from an open grass zone into dense bush, while the dominant male was chasing a rival. Returning to his herd he moved along the edge of the bush zone uttering from time to time a short series of bleating sounds through the open mouth while lifting head and nose in the direction of the nearest females. Each bleating series was composed of three to four single sounds "aaa-a-a(a)", the first one longer, louder and coarser, resembling somewhat the bleating sound of the "roaring" sequence (See D. 3.), but being softer, the others similar to the grunting sequence mentioned above.

As to the motivation the bleating display seems to be intermediate between the

grunting display and chasing with roaring. The male calls for his females which are away from him, but he does not drive them together. It can be assumed, that from the point of view of function it is an attracting display.



Fig. 9. Rising on hindlegs. By a short canter the female often keeps her distance

3. The roaring display *(Fig. 10)*

a. The vocal sequence called "roaring" consists of one or two very sharp snorting sounds produced, like the alarm snort, by expiration through the nose, and of a series of 4—6 coarse bleating sounds repeated at very short intervals (2—3 sounds per second). When roaring the male has his tail lifted with the white hair erected and his head and nose stretched forward as in the nose-forward-posture. While snorting his mouth is closed, while bleating it is open. The display occurs in standing, walking, short canter or full gallop and in a wide range of situations, mainly in different forms of courtship and in chasing. Apparently it is the expression of *activated male dominance*. As in many similar cases in mammals and birds the actual communicative meaning or function depends on the whole situation, especially on the behaviour patterns which accompany the display and on the "recipient" of the display. For instance, by means of the "roar" a female can be induced to stay with a male or a rival is stimulated to show a reaction rangig from flight to challenge.

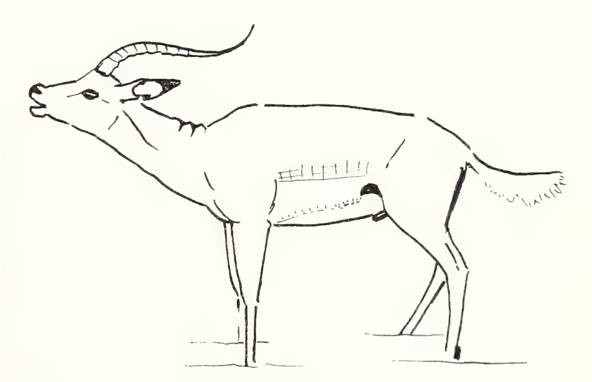


Fig. 10. The roaring display in the context of general courting

b. Roaring was observed in the following situations in the context of courtship:

1. A dominant male in trying to prevent a few females from joining the herd of another male rose on his hindlegs and alternately, stood roaring at irregular intervals. While roaring, he had his neck and nose stretched forward, the tail lifted and the penis half erected and oscillating sideways.
2. For reasons unknown a female herd was split into two parts which were about to join up again. At this moment, the male who had been with one part of the herd, started roaring in the manner described above.
3. In a similar case of a partly split female herd, the male left the main herd in order to shepherd the smaller group back. When he had brought it to about 30 yards from the main herd, he cantered into the centre of the latter and roared as described before.

4. While a dominant male was chasing away a rival his female herd entered dense undergrowth and scattered. When returning near his herd, the male gave the bleating display (D 2. e.) moving along the edge of the higher vegetation. A few females joined the male, but the major part of the herd remained hidden. Suddenly the male entered the undergrowth and ran through it and the scattered herd in full gallop, repeating several times the roaring display, and then from all sides females came jumping out of the thicket and joined in normal herd formation.
5. On a few occasions an adult single male was observed roaring repeatedly. In one case several females of a nearby large breeding herd left their herd and its dominant male and joined the roaring lone male. He immediately started herding and general courtship behaviour, repeating his roaring display again and again.
6. Sometimes when a bachelor herd is near a female herd, the dominant male does not (as described earlier) chase away some of the weaker bachelors, but gets involved in a conflict with a strong rival, who only gradually retreats under the incessant threats of the dominant male. During this time one or more other bachelors may invade the female herd, roaring and following one female after another in a half courting half chasing manner.

c. The roaring display combined with aggression is often exhibited by the dominant male while he is chasing females, male yearlings, weaker bachelors and even strong rivals (See E. 1).

4. Face-rubbing and horning

The behaviour patterns, which shall be described here, are not proper courtship activities, yet they are characteristic for male behaviour and are quite often produced by the dominant male. Therefore it is not unlikely that they influence, in a general indeterminate way, the response of the females to the male.

a. Male antelopes of many species with preorbital glands deposit their glandular secretions in their surroundings in a behaviour sequence typical for their species.

The dominant male impala rubs his face on a bush or shrub whilst moving his head up and down with a range of 10 to 20 cm. This however has no scent-marking function, since impala have no preorbital gland. In a quiet situation face-rubbing is not often performed, but when the dominant male returns from chasing a rival, he usually displays face-rubbing near his herd. The behaviour pattern has however no clearly defined place in the social contact of impala, nor is it part of a ritualised contact sequence. On rare occasions bachelors too were observed rubbing face in a perfectly peaceful situation and also without eliciting any response from a nearby impala.

b. Horning, i. e. pushing or beating of a tree, bush or shrub with horns or antlers, has a wide distribution in the families of Cervidae and Bovidae. In impala bush-horning and soil-horning occur in different social situations. The latter is an aggressive display and will be described later (E. 1).

When the male impala is pushing or beating branches of a bush or of a small tree with his horns repeatedly, the butting movements are often synchronised with the rebounding of the branches or the tree, so that the performance reminds one of that of a boxer exercising on a punching ball.

This behaviour pattern is identical in dominant males and in bachelors. A response to it from another impala was never observed and its social significance seems to be even smaller than that of face-rubbing.

Subadult bachelors were seen face-rubbing and then changing to tree-horning; especially in this combination it made the impression of a playful individual exercise. Yet it is sometimes performed by the dominant male near his females in the same context as face-rubbing.

E. Competition and fighting

1. Occurrence of social conflict in impala

a. By far the most of the social conflicts in impala arise *between males* striving for the possession of a female herd. In other words they occur between a dominant male and a bachelor or between two dominant males. All observations of conflicts with a different motivation will be summarised here briefly.

b. Aggressiveness *between females* was observed only in the following situations:

1. In a few occasions a fully grown female while moving or grazing in close association with others was seen to walk against a smaller female performing a symbolic biting attack with head stretched forward and lowered ears. The attacked animal always moved out of the way before being actually touched. In a few instances the attacking females was leading a lamb, a fact that could perhaps explain her unusual intolerance. In other cases competition over a special food plant may have been involved.
2. In an open grass plain (Forest Area, Nairobi National Park) a small female herd of twelve animals without dominant male was seen moving in single file through the grass. When the leading female stopped to feed all the other animals closed up to feed at the same spot. Soon competition arose: some of the fully grown females attacked weaker animals. The attack consisted of a sudden rush and a push with the front in the direction of the flanks of the weaker individual; this one gave way for a moment, but tried to come back to the feeding place from another side.

c. Conflicts *between bachelors* are not frequent and either of very short duration representing a casual type rather similar to female conflicts, or they belong to the context of the striving for dominance but lack some of the elements seen in dominant males.

1. When walking or feeding near each other one bachelor can be seen to threaten another by walking in his direction with a nodding of the head similar to that of a herding male. In all observed cases the threatened animal gave way.



Fig. 11. Fighting excitement amongst bachelors. The superior male is facing away



Fig. 12. The superior male horns the soil, while the inferior withdraws ready for defense

2. Showing off, with competition in different degrees, was observed amongst bachelors on only few occasions, and then in one of the following four situations:
   — A female joined up with a bachelor herd (See B. 3.) provoking competition among the bachelors followed by courtship of the one who managed to chase the others away (observed three times).
   — A bachelor "A" was chased by a dominant male; when the latter returned to his herd, another bachelor "B" took up the chase of "A" on his account. This one escaped by a more or less circular route passing near the dominant male and then ran off, whilst "B" slowed down near the dominant male and was now threatened and eventually chased away by him (two observations).
   — Sometimes a sudden common excitement characterized by showing off can be observed in a bachelor herd. All the fully grown bachelors have the tails lifted, several rush at others who at once face them with lowered head, whereupon the "attackers" normally change direction. In most cases the showing off is apparently not addressed towards a peculiar individual. Yet sometimes two bachelors suddenly face each other *(Fig. 11 and Fig. 12)* and one of them starts to horn into the soil, an aggressive display which will be described later (E. 1). As suddenly as it has started the "showing off excitement" disappears again, the tails are lowered and the animals no longer face one another. A bachelor who has started to horn the soil may continue this for a moment longer with lowered tail and without an opponent to face. In one instance only was a fight observed between two bachelors who were probably on the way to competition for male dominance. The style of the fight did not differ from a fight in which a dominant male is involved (See E. 1.).
   — Near Ormanyi Dam (Nairobi National Park) a competition between two bachelors was observed on two consecutive days, in which one of the two bachelors would not tolerate the other one near the male herd. He compelled

him to retreat whenever he approached the herd, in the same manner as a dominant male would repel a bachelor from a female herd (See E. 3. b.). The final result of the competition was not observed.

All the above mentioned minor conflicts in the female herd and between bachelors give evidence of a social hierarchy within the herds, which however does not manifest itself very often.

2. The variations of conflict between male impala

a. The following discussion is confined to conflicts for dominance between a dominant male and a bachelor or between two dominant males. These conflicts show many variations. Some of the most obvious conditions determining the course and character of the conflict are:
— the proportional power of the two rivals,
— the level of aggressive motivation,
— the degree of inhibition, that is fear, competing with the aggressive tendency. With these terms three important dimensions of the competitive situation are outlined; they are to some extent dependent on one another and they may change during the course of the conflict. In all the observed cases a male who had not yet acquired a female or females was inferior to a herd male. But in spite of their inferiority, and though they were chased by the herd owner, some bachelors tried again and again, sometimes for days, to approach a female herd. As soon as a so-far bachelor succeeded in herding a female he appeared much more self confident and sometimes became an equal rival to the dominant male.

b. The following diagrammatic presentation is an attempt to show the main types of conflict in male impala as determined by the varying factors mentioned above. Though this presentation does not consider nuances, it makes possible a certain order in the description of the most frequent observations.

1. In the case of *conflicts between unequal rivals,* the situation is theoretically very complicated, the various factors participating in different proportions in the two animals. In practice the level of aggressiveness of the superior and the degree of inhibition of the inferior have to be considered.
2. *Conflict between equal rivals* are characterized by their "symmetric" aspect. In the course of sequences of reciprocal threatening and fighting sooner or later one

Table I

Diagram presenting the main variations of conflicts between unequal rivals

		Level of Aggressiveness of the superior male (= sm)	
		low	high
Degree of inhibition of the inferior male (= im)	low	sm compels im to retreat by repeating attack intention movements from a close distance. In stepping backwards im presents his horns in defence to sm's threats.	sm shows a long and aggressive display of proud posture, lateral showing off, volte jumps, horn shaking, soil horning and finally attacks im. im reacts with flight and is chased by sm.
	high	sm walks to im and chases him over a short distance, stopping after a final rush with an "empty" push of his horns.	sm chases im in full speed as soon as the latter approaches the female herd; the chase continues over a comparatively long distance.

Table II

Diagram of conflicts between equal rivals

		Level of Aggressiveness	
		low	high
Degree of inhibition	low	Static phases with showing off at distance. Dynamic threatening and displacement movements hardly occur. Animals soon turn away.	Momentarily prevailing aggressiveness results in sudden vehement clashes, long lasting overwhelming aggressiveness in long intense fighting.
	high	No conflict occurs.	Static phases predominant, rivals threaten incessantly without attacking the opponent. They are on their guard. Frequent displacement movements (yawning, licking etc.) as outlets of tension.

of the rivals may collapse. The conflict thus looses its symmetry while a dominance of one of the males is established. In *Table II. only those* types of conflict are included which show "symmetry".

A more detailed description of conflicts in male impala will follow under E. 3. and E. 4.

3. Scenes of conflict between unequal rivals

Subsequently four conflict scenes representing the four main types of Table I. will be described.

a. Low aggressiveness of the dominant male // rival (bachelor) considerably inferior: "short rusk with empty horn-push".

A more detailed description of conflicts in male impala will follow under E. 3.
bachelor herd away. Sometimes he stood motionless in the "proud posture" between his females and the bachelor herd (See D. 1.): every now and then he walked towards a bachelor, stopped in a distance of 7 to 10 yards from him and again adopted the "proud posture" *(Fig. 13)*. Suddenly he attacked and chased the bachelor over a short distance. The climax of the chase was a spurt with horns pointing forward followed by a push upwards (empty horn-push). He then slowed down and stopped.



Fig. 13. „Proud posture"

b. Low aggressiveness of superior male // rival only slightly inferior: "compelling move" (this situation may occur between a dominant male and a bachelor or — less frequently — between two dominant males). In one case the animals faced each other at close distance. After some circling one of the males suddenly lowered his horns forward causing the rival to adopt a similar posture in defence. The latter, slightly inferior, soon tended to withdraw by stepping backwards, while the superior constantly follo-

wed, thus keeping the initiative, and adopted the above mentioned attack posture again and again. The two males moved over 100 yards away from the female herd owned by the superior male. The "compelling move" normally ends in one of the following ways:

— The superior male stops menacing and turns back to his herd, or
— In a moment of lower pressure by the superior male the inferior turns and runs away over a short distance, while the superior stops and looks at him and then turns back to his herd.

c. High aggressiveness of superior male // rival considerably inferior: "long chase with roaring".

In the Forest Area of Nairobi National Park a dominant male stood in "proud posture" near his female herd, obviously at full attention in a definite direction. There, between bushes, a bachelor appeared, stopped and looked intently in the direction of the herd and the herd male. Suddenly the latter started a chase at full speed with his tail lifted, uttering repeatedly the sharp short snort and less frequently the full roaring sequence. The weakening of the sounds indicated that the chase was leading over more than 100 yards away from the herd. Later the herd male appeared again and turned his head in the direction from which he had just come. He then approached the herd and rubbed his face against a bush. After watching and listening again in the direction from which the bachelor had appeared, he entered the herd and displayed the nose forward posture with empty licking in the direction of one female after another. Observations of similar chasing scenes which occurred in open country, revealed that a long chase often ended with a terminal rush and an empty horn push. After the chase the dominant male usually returns to his herd in a slow canter or even at a fairly speedy gallop. He may stop near his herd showing face rubbing or bush horning, or he may immediately enter the herd complex performing the nose forward posture or – less frequently – the roaring display with courting character. Though the dominant male demonstrates his superiority during these encounters, it is the bachelor who is initiative. Indeed, he often tries to approach the female herd again as soon as the dominant male has returned; therefore the chasing scene may be repeated many times and over several days. It should be mentioned here, that the chasing with roaring is much the same if the herd male is persuing a female, a male yearling or a rival, with the exception that in the first case the hornpush is not performed.

d. High aggressiveness of the superior male // rival only slightly inferior: "volte-jump display", horn-shaking, soil-horning and chasing.

In the open plain at the foot of the Forest Area of the Nairobi National Park a male impala was herding some 30 females. Two other males approached the herd from the side opposite to the herd male. When he walked around his herd in their direction they at first did not move, then one of them turned and slowly walked away. The herd male approached the remaining one who still stood motionless. When about five yards from him he stopped and both males stood in front of each other in "proud posture" turning their heads somewhat to the side. Now – nearly simultaneously – both males turned in the same direction and walking slowly presented their sides to each other. After these more static phases of showing off the herd male produced a more dynamic display performing volte-jumps with his tail lifted and with lowered horns. Then he shook his horns in the horizontal position from side to side *(Fig. 6)* horned the soil *(Fig. 12)*, pulling off heaps of grass and all at once he rushed towards the other male, who immediately turned and ran off and was chased by the herd male over approximately 60 yards. During the pursuit the dominant male had his tail lifted. As stated earlier horn-shaking and soil-horning are not performed by dominant males only. They were als observed amongst bachelors (See E. 1. c. 2.) but then did not lead to a chase, that is to assert a superiority-inferiority relationship.

4. Scenes of conflict between equal rivals

In open country as for instance in the Kipleleo area or in the Somali Ridge and Athi River Basin of the Nairobi National Park, where the local females sometimes join in a larger herd complex and sometimes split up in smaller social groups there is a chance for a small number of powerful males to acquire temporarily the position of a herd male. But as soon as the smaller groups of females tend to gather these males get into competition, unless they give up their herd male position for the time being. In fact they usually avoid conflict and therefore the larger herd complexes are quite often not herded, especially not during the night. So in the morning such larger herds contain males and females more or less mixed. In the Forest Area of the Nairobi National Park on the other hand, the female herds are smaller and more neatly separated from each other. It was however in this region where conflicts between equal rivals were observed. As was stated earlier (See E. 3. b.) under these circumstances a bachelor sometimes persistently tries to acquire females and may succeed in herding a mother with a small calf and perhaps a yearling, or a small group of mothers who had separated temporarily from their herd. As soon as he is "owner" of a few females he behaves self-confidently as any other dominant male. Since the social bond between his small female group and the main female herd, which was interrupted during parturition, will regain efficacy, some females of the main herd will tend to join with the individuals of the split-off group and vice versa. This situation invariably invokes conflict between the males.

In Table II only three different situations are mentioned. The level of aggressive motivation mainly depends on the distance between the two males, being low only when they are not near each other. But in this case it seems impossible to state different degrees of inhibition. The following three cases will illustrate the three situations considered in Table II.

a. Low level of aggressive motivation: static phases with showing off at distance.

Between Ormanyi Dam and Somali Ridge a male was herding and courting some 30 females. The leading females moved towards a slight elevation where the view opened into the valley. When they reached this spot they watched intensely with ears erected towards another female herd some 400 yards away. The dominant male who had followed the herd movement at the rear joined the leading females and eventually adopted "proud posture" *(Fig. 13)* in front of his herd facing the distant herd. There the dominant male behaved in a similar way and both males kept their position in front of their respective herds.

b. High level of aggressive motivation // high degree of inhibition: threat behaviour, displacement movements.

In the Forest Area of Nairobi National Park two males exerted themselves over several months to herd on their own account females who had previously formed one herd. Again and again the two parts of the herd tended to join and in fact individual females often moved from one part to the other despite the intervention of the respective herd male. The male who was just losing females in trying to chase them back ventured near the females of the rival and was immediately challenged by him.

In one case male "A" was chasing two females who tried to join the herd of the neighbour when male "B" galloped against him. "A" changed direction and in slowing down the two males met approximately halfway between the two herds. During the following encounter they sometimes stood in "proud posture" with heads turned sideways *(Fig. 11)*, then they walked in a restless, "nervous" manner circling each other, often changing direction in circling. Sometimes one male suddenly faced the opponent with a minute downwards-movement of his horns, the very beginning of an attack, which was immediately parried by a corresponding preparation from the other male.

The scene revealed high tension, a permanent readiness to attack and to parry an attack as well as an inhibition to carry out an attack when the opponent was ready to counter it. The conflicting tendencies of attack and inhibition resulted also in displacement movements: both rivals showed empty licking and, frequently interrupting these movements, a hasty yawning with horns lowered backwards. It may be mentioned here that empty chewing or biting and especially yawning occur in many mammals as displacement movements in social conflict, whereas empty licking seems to be quite peculiar to impala.

In one case the observer happened suddenly to come upon the two males mentioned above. Though he was within ten yards of both rivals they did not leave the spot. Suddenly "A" whilst facing away from "B" in "proud posture" uttered the alarm snort, whereupon "B"stopped his circling. He just started to move in the direction of his females when "A" suddenly rushed vigorously towards him. "B" turned and both males clashed at once with their horns producing a loud cracking noise. This observation proves the high level of tension: a little disturbance of the equilibrium by an external influence can cause vehement aggression. Encounters of the equilibrated type normally last less than a minute and are finished while both rivals separate to join their females.

c. The preceding chapter has set forth that in a situation of tense competition a little disturbance of the equilibrium can release a sudden unrestrained attack. This means that a momentary inferiority of one rival can cause the aggressiveness of the opponent to prevail over his own inhibition. Yet on rare occasions the aggressiveness excels the inhibition in both partners simultaneously without any inferiority on one side and a real fight will arise. This was observed four times during this study. Two main phases of fight were noted:

1. violent clashes when both rivals rushed against each other,
2. continuous twisting and pushing with interlocked horns.

Both phases alternate in a lasting fight. A clash may be followed by twisting and pushing. After this phase the fighter sometimes separate for a moment to rush again at each other with fresh violence.

Only in one case could the natural end of such a fight be observed: after about 6 minutes of twisting and pushing alternately with violent rushes, one of the males reacted more and more in defence only to the attacks of the opponent. Eventually he ran off and was chased by the victorious rival. In another case park visitors disturbed the fighting males and both ran off and joined their respective herds. In two more cases the end of the fight, which had lasted more than 20 minutes, could not be observed for external reasons.

Fighting can cause serious injuries (See A. 5.) especially if a male succeeds in surprising his opponent with a rushing attack thus eliminating his defense.

David Sheldrick (Game Warden, Tsavo National Park East) reported an incident, in which a sudden rush resulted in breaking the foreleg of the surprised rival. It was mentioned earlier (A. 5) that some males with broken horns have been observed in the Nairobi National Park. Four of these were seen alone, apparently not taking part in further competition. On one occasion a male with a bleeding horn stump was observed in the Forest Area (Nairobi National Park). He walked alternately roaring and listening and gave the impression of being in search of a female herd. Another male often seen at the escarpment of the forest area near the first Somali Boma, could maintain dominance over a female herd after having lost one horn. He was observed herding some 40 females and chasing rivals successfully for more than two months.

F. Mating behaviour

Mating was seen only five times, and in all these cases it was impossible to observe the development of the mating bond continuously. Some sequences of the premating behaviour were observed many more times, but either they were discontinued or the observation could not be carried out until copulation occurred. Therefore the following statements have preliminary character. The data so far collected allow a general outline of mating behaviour in impala, but they do not permit statements as to the possibilities of variation in the precopulatory behaviour sequences.

1. The first premating phase: courting approach followed by chasing

Quite frequently a dominant male who is very active in herding and general courting, suddenly concentrates his activities on one female of his herd. He stands about 10 to 15 yards behind the feeding female, constantly watching her. Sometimes, when the female walks slowly he follows maintaining the distance. Out of this watching phase the male can suddenly start to chase the female. But this chasing differs from chasing in the context of herding in the following points:
— The male does not roar while chasing the female.
— At the very beginning of the chase the male often shows nose forward posture with empty licking (compare with *Fig. 7*), but these behaviour patterns disappear after the first steps, i. e. as soon as the female moves off.
— After the male has chased the female over 50 to 150 yards, both slow down and stop simultaneously.
— Then the female slowly walks back to the herd, sometimes feeding on the way, while the male follows again maintaining the distance.
Watching phase, chasing and walking back to the herd can be repeated many times. Quite often the premating contact is discontinued as the male too begins to feed.

2. The second premating phase: courting approach followed by genital licking

The change in the status of the female is characterised by her increasing tolerance of the male's courting approach. When the male, after watching her from a distance of five to ten yards, suddenly steps towards her with nose forward posture and empty licking, the female no longer runs away. The male correspondingly does not chase her, but maintains his posture and when he has reached her from behind he licks in a quick sequence of tongue strokes her genital region. The female first remains motionless, then walks some steps away, while he remains in the same place now in a normal posture. After the elapse of a minute he suddenly adopts nose forward posture again and the scene is repeated. At this stage of premating behaviour the distance between male and female during the phase of inactivity is reduced more and more, as the female's reaction of walking away from the male gets weaker. But it was often observed that after some time of premating activity, the intensity decreased and the premating contact was interrupted. It may be mentioned here that during the premating the male reacts with smelling and "Flehmen" whenever the female urinates, but this type of contact has no fixed place in the premating behaviour.

3. The third premating phase: mounting without copulation

At this stage of premating behaviour the distance between male and female has virtually disappeared. On sudden impulse the male now shows genital licking followed immediately by rising on his hindlegs. The female then walks forward and the male

follows for some steps on his hindlegs before dropping to his forelegs. In two cases the male hardly touched the female in precopulatory mounting. In others the male showed a regularly repeated vertical movement of the tail, and then mounted the female. While she walked away, he leaned on her rump and tried to keep pace. In most cases the male showed erection while mounting, but it was not possible to clarify this point generally.

4. Copulation and postcopulatory behaviour

Copulation was observed four times after precopulatory mounting had taken place repeatedly. In one other case a herd was observed while watering. When leaving the water the male showed precopulatory mounting once only, and when the normal time interval between two mountings had elapsed copulation followed. Presumably in this case watering had interrupted the premating behaviour.

In copulation the male does not lean on the female's croup, nor does he hold her loins with his forelegs. He rises onto his hindlegs and while the female steps forward he rushes forward bipedally to execute intromission, which does not last longer than one second. While the female still steps forward, the male first drops with his breast on the female's rump, then to his forelegs. After copulation the male shows an outburst of aggressiveness. Snorting and roaring and with his tail lifted, he suddenly chases another female or a young male for a short distance. Then he rejoins the herd and begins to feed.

5. Some remarks on functional aspects of the mating behaviour in impala

The characteristics of mating behaviour in impala have to be considered in connection with the social way of life proper to the species:
— There is no rutting season.
— Dominant males permanently herd a group of females and defend its possession.
— They live in a restricted home range, but do not defend a territory.
This implies that aggressiveness and competition between males is a permanent element in the social life of impala and not, as in many other antelopes connected with mating behaviour. The same is true of courting, herding and chasing, as activities of the male by which he exerts "erotic attraction" for and dominance over a female herd. Therefore the premating behaviour is comparatively poor in behaviour elements as well as in function. It leads to tolerance of the male's approach by the female near oestrus, of his genital licking and eventually of copulation itself, and to accurate sexual coordination.

G. Notes on the mother-child bond

A short outline is only intended here. In previous chapters some characteristics of the mother-child relationship have been mentioned repeatedly. Unfortunately no birth was observed and it was so far not possible to obtain enough accurate data to present a complete description of the development of the mother-child bond.

The mother gives birth in isolation, presumably in the cover of a bush thicket. Very small lambs were observed only in dense undergrowth. Unlike the newborn of plain-dwelling antelopes, but similar to members of the deer family who live in bush or forest, the young impala does not follow its mother within a few hours (as in wildebeeste) or days (as in hartebeeste and gazelles) after parturition. For quite a number of days and during many hours each day the child is hidden in undergrowth, while the mother remains vigilant in the vicinity.

Later the lamb moves more and more frequently around its mother, but during this period the synchronization of movement which appears between mother and child in many ungulates of the open grassland was not observed in impala. Presumably during this phase the child "disappears" in case of danger and does not follow its mother. This is the time when the mothers with lambs tend to join together in isolated nursing groups. The next phase is the integration into the breeding herd. The timing of these different phases shows many variations. Once two mothers have been observed to leave their lambs unconcealed in undergrowth while they joined a rather incoherent female herd without herd male. Several times mothers with small lambs have been seen moving in a breeding herd. Towards the evening they left the herd and formed a nursery group of their own, while the greater part of the herd was grazing approximately 150 yards away. In one case a group of five mothers with lambs did not join a herd at all, but kept on living as an independant group in the neighbourhood of a breeding and of a bachelor herd. Groups of 8 to 12 females, adult and subadult, which were observed in Nairobi National Park and in Kipleleo may be the result of such mother-child groups which maintained their independance.

It is however normal, that mothers rejoin the breeding herds with their lambs. Here the mothers as well as the lambs are inclined to form temporary subgroups especially in relaxed situation.

The behaviour patterns characterising the communication between mother and child do not differ greatly from those in other bovidae. The mother does not seem to call the lamb for suckling, but often the lamb was observed to join its mother and then to push her udder with its nose. As in many other bovidae the lamb during drinking wags its tail vigorously while the mother bends her head down to smell the lamb's perineal region. Tschanz (1962) has shown that in the moufflon the mother recognises her lamb's individual scent during this contact scene. Generally it may be stated, that in impala the mother-child communication is very silent.

Discussion

In a comparative discussion of the sociology and behaviour of bovidae the following characteristics of impala should be emphasised:

1. Those features of behaviour which aim at avoidance of predators are adapted to a habitat offering cover possibilities for predators as well as for the prey animals: shrub, bush, undergrowth in light forest. This applies to techniques used for the detection of predators and to alarm and flight patterns as well as to special features of the mother-child-bond in the first weeks after birth.
2. The relationship of the sexes is characterised by the constant effort of the strongest males to possess and tend a female herd. One has therefore to distinguish between herding and general courting of the male on one side and premating behaviour on the other. In defending the possession of a female herd and in shepherding and courting his females, the dominant male creates a monopolized relationship to his herd. The premating behaviour has in addition only to induce the individual female in estrus to tolerate the sexual initiative and approach of the male and to synchronise the readiness to copulate.

   This sociological background is reflected in the features of general courting and premating behaviour.

   The nose forward posture with licking appears in two variations:

   — in the general courting behaviour the licking is only an "empty" gesture,

   — in premating empty licking changes into genital licking.

   In ungulates generally licking, nose pushing and nuzzling seem to be vicarious. These activities are in a few cases directed towards the nose, more frequently towards the inguinal region and very often towards the genital opening. The nose pushing and the orientation towards the inguinal region indicate an original relationship to suckling. In many ungulates in which licking or nuzzling by the male is directed towards the vulva of the female, these activities adopt the function of "Harnfordern" i. e. they stimulate the female to urinate. They are then followed by a chemoreceptory testing of the urine known as "Flehmen" (Schneider 1930—1934). This sequence functions as testing the status of the female and it occurs regularly when a bull meets a female or a group of females.

In impala where the dominant male and the females live in close contact, this testing behaviour is apparently superfluous. Correspondingly in general courting the male does not touch the vulva of the female, neither in the nose forward posture nor when addressing a lying female. Genital licking or sniffing are symbolised, and the sequence of urination by the female and Flehmen by the male plays neither an important nor a clearly defined role. It is only in the premating contact that empty licking develops into genital licking and that urination by the female regularly releases Flehmen by the male.

These considerations apply also to rising on hindlegs: it appears in the form of precopulatory mounting and copulation itself in mating behaviour on one hand, and in a symbolised form, with the female in front of the male in several yards distance, in general courting.

It may be mentioned here, that copulation intention movements and precopulatory mounting are common in the premating behaviour of bovidae. Symbolised mounting, on the contrary, is rare, e. g. it is part of the courting display of the bull wildebeest in rut and occurs occasionally in contact scenes between bachelors of the kongoni.

3. The rivalry between the males aims at the possession of a female herd. Only the strongest males actively participate in the competition, only they are intolerant towards the other males.

Male herds are not only formed seasonally, they persist throughout the year as aggregations of inferior males. The intolerance in dominant males and their rivals also is not restricted to a certain phase of the year, nor is it bound to a territory.

These facts are reflected in the features of encounter between rival males. In many ungulates which defend a home range or a mating territory a number of activities result in setting or maintaining "marks". Pawing, front rubbing, horning, wallowing, urination and defecation are often components of the marking behaviour by the male. In some species front or head rubbing has developed into a highly efficient marking by means of scent glands. In the above mentioned activities the function of marking is predominant when the animal is on its own. When a rival male is near, they often adopt the character of showing off or threatening.

In impala there is no territorial intolerance. In correspondence there is no pawing and wallowing. Bush horning, front rubbing, urination and defecation have no marking function and are very poorly ritualised. Apparently they also do not occur as showing off or threating behaviour in encounters between males. These functions are fullfilled by other behaviour patterns as e. g. proud posture, lateral showing off, volte jumping, horn shaking, soil horning, butting intention movement, chasing with empty horn push.

Summary

A. The ecological position of impala, their habitat, association with other herbivores and the relation to predators are outlined.

B. The most important types of group formation — female herd with dominant male and bachelor herd — and the factors determining the dynamic aspect of these formations are discussed and the coordination of the activity of the herd and the daily activity rhythm described.

C. Daily activities are characterized as such and in relation to the social situation.

D. The relationship between the dominant male and the female herd are analysed more closely. The herding activity of the male and the six main forms of his general courtship are described. Another behaviour pattern of the dominant male occurs in the context of courting and as showing off and threat display in male rivalry.

E. Social conflict amongst females and amongst bachelors is of short duration and suggests the existence of a hierarchy system within the herds. Severe encounters and fighting only occur between top males and exclusively over the possession of a female herd. The different forms of fights and encounters are explained on the basis of the proportion of aggressiveness and inhibition of the rivals.

F. Herding and general courting of the dominant male have to be distinguished from mating behaviour. Premating behaviour and copulation are described.

G. The development of the mother-child-bond is outlined in a preliminary form.

The special features of impala sociology are discussed in view of comparative studies of behaviour in bovidae.

Zusammenfassung

Die Arbeit vermittelt einen Überblick über die Lebensweise der Impala.

A. Die ökologische Stellung der Art wird skizziert, sowie ihr Biotop, ihre Vergesellschaftung mit andern Pflanzenfressern und ihre Feinde.

B. Die wichtigsten Möglichkeiten der Gruppenbildung — Weibchenherde mit dominantem Bock, „Junggesellenherde" — werden beschrieben. Die Faktoren, die in der Gruppenbildung und ihrer Dynamik wirksam sind, werden analysiert. Ferner werden Stimmungsübertragung und Führungsfunktion sowie der tägliche Aktivitätsrhythmus im Herdenverband diskutiert.

C. Die Verhaltensweisen des täglichen Lebens, — Fressen, Ruhen, Wiederkäuen, Wasser- und Salzaufnahme, Harn- und Kotabgabe, Komfortverhalten, Feindvermeidung, Spielen — werden in ihrem Einzelablauf und in ihrem Auftreten im Sozialverband charakterisiert.

D. Die Beziehung zwischen dem dominanten Bock und seiner Weibchenherde wird näher untersucht, insbesondere wird beschrieben, wie der Bock die Weibchen hütet und wie er sie — auch außerhalb der vagen Brunftperioden — umwirbt. Sechs Formelemente dieses allgemeinen Werbeverhaltens werden beschrieben. Der dominante Impalabock verfügt außerdem über eine besondere Form des imponierenden Auftretens, das sowohl an die Weibchenherde als auch an die Rivalen addressiert wird.

E. Sozialer Konflikt unter Weibchen sowie unter „Junggesellen" ist kaum je heftig oder von Dauer. Meist handelt es sich um eine Art „Zurechtweisung", von der auf das Bestehen einer weitgehend geklärten sozialen Rangordnung geschlossen werden kann. Zu heftigen Auftritten und Kämpfen kommt es nur unter starken Böcken, und dabei geht es immer um die soziale Spitzenstellung, d. h. um den „Besitz" einer Weibchenherde. Die wichtigsten Formen der Auseinandersetzung entsprechen dem Verhältnis der sozialen Potenzen der Rivalen und vor allem ihrer Aggressivität bzw. Gehemmtheit.

F. Vom Hüten und allgemeinen Werben des dominanten Bockes ist das Paarungsverhalten zu unterscheiden. Drei Stufen der Paarungseinleitung lassen sich auseinanderhalten; diese führen kaum je im geschlossenen Zuge zur Paarung, vielmehr bilden Unterbrüche die Regel. Nach der Kopulation, die wie bei den meisten Horntieren nur sehr kurz dauert, zeigt der Bock einen Ausbruch von Aggressivität gegenüber irgendeinem nicht beteiligten Herdenmitglied.

G. Die Entwicklung der Mutter-Kind-Beziehung wird nur in kurzer und vorläufiger Weise dargestellt. Von den Huftieren der offenen Steppe, deren Junge schon nach wenigen Stunden oder doch Tagen der Mutter folgen, unterscheiden sich die Impala in der für Bewohner von Wald und Busch charakteristischen Weise: Die kleinen Jungen werden tagsüber von der Mutter oft alleingelassen und legen sich in einem Dickicht gedeckt nieder. Einige Mütter mit kleinen Jungen schließen sich gerne zu Müttergruppen zusammen, und auch nach dem Wiederanschluß an die Weibchenherde können Mütter und auch gleichaltrige Lämmer oft als temporäre Untergruppen beobachtet werden.

In der Diskussion werden die soziologischen Besonderheiten der Impala im Hinblick auf vergleichende Verhaltensstudien an Boviden zusammenfassend beleuchtet.

Acknowledgements

I would like to thank Dr. P. E. Glover and Mr. L. Wateridge, Veterinary Research Laboratory, Kabete, Kenya, who have made it possible that I could spend several weeks in the Mara Masai Game Reserve. Mr. L. Wateridge has informed me of his own observations in the Kipleleo region; he also reviewed part of the text, for which I wish to express my gratitude.

Literature

Antonius, O. (1937): Über Herdenbildung und Paarungseigentümlichkeiten der Einhufer. Zs. f. Tierpsychol. 1, 259–289.

Buechner, H. K., & Schloeth, R. (1965): Ceremonial mating behaviour in Uganda kob. Zs. f. Tierpsych. (in press).

Craig, W. (1918): Appetites and aversions as constituents of instincts. Biol. Bull. 34, 91–107.

Eates, R. D. (1965): Personal communication.

Kiley-Worthington, M. (1965): Behaviour and ecology of waterbuck. Mammalia **29**, 177 to 204.

Lamprey, H. F. (1963): Ecological separation of the large mammal species in the Tarangire Game Reserve, Tanganyika. East African Wildlife J. 1, 63–92.

Leyhausen, P. (1956): Verhaltensstudien an Katzen. Zs. f. Tierpsychol. Suppl. Nr. 2.

Mc Hugh, T. (1958): Social behaviour of the American buffalo *(Bison b. bison)* – Zoologica **43**, 1–40.

Schneider, K. M. (1930–1934): Das Flehmen 1. Teil Zool. G. N. F. 3, 183–198; 2. Teil Zool. G. N. F. **4**, 349–364; 3. Teil Zool. G. N. F. **5**, 200–226; 4. Teil Zool. G. N. F. **6**, 287–297; 5. Teil Zool. G. N. F. **7**, 183–201.

Seitz, A. (1941): Die Paarbildung bei einigen Cichliden II. Zs. f. Tierpsychol. *5*, 74–101.

TSCHANZ, B. (1962): Über die Beziehung zwischen Muttertier und Jungem beim Mufflon. Experientia 18, 187.
WALTHER, F. R. (1958): Zum Kampf- und Paarungsverhalten einiger Antilopen. Zs. f. Tierpsychol. **15**, 340–380.
WALTHER, F. R. (1960/61): Entwicklungszüge im Kampf- und Paarungsverhalten der Horntiere. Jahrbuch d. Georg-von-Opel-Freigeheges f. Tierforschung e. V. 90–115.
WALTHER, F. R. (1964a): Verhaltensstudien an der Gattung *Tragelaphus* (de Blainville, 1816) in Gefangenschaft, unter besonderer Berücksichtigung des Sozialverhaltens. Zs. Tps. 21, 393–467.
WALTHER, F. R. (1964b): Vorläufige Mitteilung. Monatsbericht Februar 1964 des Georg-von-Opel-Freigeheges für Tierforschung.

Author's address: Dr. RUDOLF SCHENKEL, Zoologische Anstalt der Universität Basel, Schweiz

Beobachtungen zur Soziologie des Löwen in der Serengeti-Steppe Ostafrikas

Von WOLFDIETRICH KÜHME[1]

Eingang des Ms. 27. 10. 1964

Obwohl die Ethologie oder Verhaltensforschung an Tieren in den letzten Jahrzehnten besonders in Deutschland große Fortschritte erzielt hat, sind tiersoziologische Fragen von ihr kaum berührt worden. Der Grund zu dieser Vernachlässigung ist in technischen Schwierigkeiten zu suchen. Bei einem in Gefangenschaft gehaltenen Tier muß man sich auf die Analyse seiner Bewegungen beschränken und kann dann höchstens Vermutungen über das natürliche Zusammenleben mehrerer Individuen anstellen; das gilt besonders für das Studium an Säugern. Genaues über deren Sozialstrukturen erfährt man nur in Freilandstudien; diese aber erfordern einen bislang noch unverhältnismäßig großen Aufwand.

Durch den wirtschaftlichen Kontakt mit Entwicklungsländern sind wir heute in der Lage, unsere wissenschaftlichen Fühler in Gebiete auszustrecken, die dem Biologen für seine Forschung geradezu als ein Eldorado erscheinen. Für den Zoologen und speziell Großsäugersoziologen kommen besonders die Nationalparks Ostafrikas in Frage. Hier kann man wirklich intensivste Forschung noch ökonomisch betreiben. Es ist viel kostspieliger, den Biotop für eine vom soziologischen Gesichtspunkt aus interessante Tiergruppe, wie z. B. der Carnivoren, in Gefangenschaft auch nur annähernd nachzuahmen, als dorthin zu fahren und zu beobachten, wo diese Tiere frei herumlaufen. In einzigartiger Weise haben uns amerikanische Anthropologen und Biologen (WASHBURN and DE VORE 1961, SCHALLER 1963) einen Weg der Freilandforschung an Primaten gewiesen. Anliegen dieser Arbeit ist es, zu zeigen, unter welchen technischen Voraussetzungen man Raub- und Huftiersozietäten in ihrer normalen Umwelt, der Steppe, beobachten kann.

Ein besonders günstiges Arbeitsgebiet ist die Serengetisteppe des gleichnamigen Nationalparkes in Ostafrika. Ihr mit höchstens knietiefem Gras bewachsener Boden ist auf viele Kilometer so eben, daß man mit einem Geländewagen in kurzer Zeit weite Strecken durchfahren kann, wobei man einen Überblick über mehrere hundert Quadratkilometer gewinnt. In dieser Ebene stehen von November bis März riesige Herden Gnuantilopen, Zebras, Thomson- und Grantgazellen. Kein Tag vergeht, an dem man nicht wenigstens einmal Löwen am Riß antrifft. Besonders gut sind hier Tagjäger wie der Gepard oder der Hyänenhund zu beobachten.

Die Untersuchungstechnik bestand darin, von einem stehenden Geländefahrzeug (Landrover) aus viele Stunden zu beobachten. Man sitzt hinten auf der Pritsche unter der aufgerollten Plane trocken und schattig, ringsum von einem Gitteraufbau geschützt (Abb. 1) und hat alle technischen Hilfsmittel, wie Photoapparate, Filmkamera und Tonband bereit. Matratze, Schlafsack, Benzinkocher, Wasserkanister und Lebensmittel machen einen für viele Tage unabhängig vom Lager; notfalls schafft ein Sprechfunkgerät eine schnelle Nachrichtenverbindung.

[1] Mit freundlicher Unterstützung der FRITZ-THYSSEN-Stiftung und der Tanganyika National Parks.




Abb. 1 (links). Immer wieder umkreist ein Rudelmitglied den Beobachtungswagen — *Abb. 2 (rechts).* Löwen können in der Steppe die stärkste Sonnenbestrahlung aushalten. Sie legen sich dabei oft auf den Rücken, um somit vielleicht das Zentralnervensystem zu schützen und/oder den Leib der Sonne auszusetzen

Dieser ideale Arbeitsplatz kann überdies in wenigen Minuten an eine andere Stelle verlegt werden.

Insgesamt beobachtete ich von November 1963 bis Juni 1964 252 Stunden lang mehr als 30 Rudel und einzelne Löwen. Etwa 60 Stunden davon konnte ich nachts bei Mondschein Löwen verfolgen. Die kürzeste ununterbrochene Beobachtung dauerte eine Stunde, die längste 72 Stunden. Außer diesen reinen Beobachtungsstunden benötigte ich etwa 350 Stunden für Fahrten zwischen Beobachtungsplatz und Lager und zur Suche. Aber auch diese Stunden waren nicht vertan, sondern führten zu anderen interessanten Beobachtungen.

Eine meiner ersten Aufgaben bestand darin, überhaupt einmal ein Löwenrudel als soziale Einheit solange wie möglich ununterbrochen unter Kontrolle zu haben. Zwar kennen wir aus Gefangenschaftsbeobachtungen die Trägheit dieser Tiere bei Tage (Haas 1958), doch aus dem Freileben war darüber noch nichts bekannt. Verschiedentlich hatte man Löwen auch tagsüber jagend oder an einer frischen Beute angetroffen und vermutete darum, daß sie erst durch die Bejagung tagesscheu geworden seien.

Zwei typische Beobachtungstage

Am 29. 12. 1963 nachmittags traf ich ein zehnköpfiges Rudel, bestehend aus 3 etwa 18 Monate alten Jungen, drei 2- bis 3jährigen Männchen, 2 ebenso alten Weibchen und 2 erwachsenen 4- bis 6jährigen Weibchen auf freier Steppe. Alle hatten dicke Bäuche, waren also wohl vergangene Nacht am Riß gewesen. So ist es zu erklären, daß sie in der folgenden Nacht keinerlei Anstalten zur Jagd machten, sondern am Ort weiterschliefen. Wie alle Löwen, so lagen auch diese während der Tagesruhe platt auf der Seite oder auf dem Rücken, wobei sie die Vorderpfoten anwinkelten (Abb. 2). Nur selten stand einer auf, ging 10 Schritte, harnte, ging noch einmal ein paar Meter, kotete, und legte sich dann gleich oder kam in die Nähe der Kumpane zurück. Manchmal harnten sie aber auch am Schlafplatz auf dem Rücken liegend, die Männchen im kleinen Bogen nach hinten. Ab und zu nahm einer die „Sphinxstellung" ein und schaute in die Runde; doch war das wohl kein Wächterdienst, wie man ihn bei Affenhorden findet, denn es verging oft eine halbe Stunde, ehe wieder ein Rudelmitglied auf diese Weise sicherte. Die Löwen der Serengeti haben außer dem Nebenbuhler keine Feinde. Obwohl ich mir wesentlich aufmerksamer als die Löwen vorkam, erkannten sie in den meisten Fällen etwas Interessantes, wie z. B. ein gefallenes Stück oder einen fremden Löwen, eher als ich. Im Gegensatz dazu bemerkte ich bei meinen Hyänenhundbeobachtungen näherkommende Objekte, wie z. B. Löwen oder Beutetiere, eher als die Hunde, obgleich diese auch während der Tagesruhe häu-

figer sicherten als die Löwen. Die Löwen sind darauf eingestellt, mit den Augen ein weites Gebiet rings um sich zu kontrollieren, um stets, wenn es etwas zu fressen gibt, also auch an von Geiern oder Schakalen besetzten Rissen, zur Stelle zu sein. Der Hyänenhund hingegen frißt nur eigene Beute, die er zu ganz bestimmten Tageszeiten reißt. Bei seiner stets erfolgreichen Jagd kann er es sich leisten, die Sinne nur „bei Bedarf" auf sein Beuteobjekt zu richten und alles andere um sich herum, mit Ausnahme von genau bekannten Freßfeinden und Futterkonkurrenten, zu vernachlässigen (KÜHME 1964).

An dem ruhenden Löwenrudel kamen tagsüber vereinzelte Topiantilopen, zur Tränke ziehende Gnuantilopen und Zebras auf 200 m vorbei, ohne jedoch die Erwachsenen zu mehr als einem kurzen Aufblicken zu veranlassen. Nur die 3 Junglöwen schlichen einmal ein 100 m entferntes Topi an. Obwohl das Gras kurz war, erblickte die Antilope sie nicht, sprang aber vor einem sich im Schlaf räkelnden Löwen der Hauptgruppe ab. Derartiges sah man immer wieder: Einige Mitglieder eines Löwenrudels lauerten in günstiger Jagdposition auf ein ahnungslos heranziehendes Huftier, während andere in der Sonne dösend durch ihre Bewegungen das Beutetier erschreckten und vertrieben. Oft lag ein Löwe regungslos vor einem langsam näherkommenden Stück und wäre aller Voraussicht nach in günstige Angriffsposition gekommen, wenn nicht seine weiter entfernten und aus diesem Grund unachtsameren Kumpane ihm durch zu offenes Schleichlaufen die Jagd verdorben hätten.

Am Morgen des 2. Beobachtungstages zog das zehnköpfige Löwenrudel ab, und ich folgte mit dem Wagen. Ein fremder Löwe hatte in der Nacht mehrmals in der Nähe gebrüllt. Nun holte er uns ein und roch auf der Spur, harnte dort, wischte darauf mit den Hinterbeinen, wie wenn er markierte und wälzte sich. In diesem Augenblick kamen die 3 stärksten Männchen des Rudels, alle aber jünger als der fremde etwa achtjährige Mähnenlöwe und verfolgten diesen, als er auswich. Im Nebel hörte ich ein drohendes Knurren. Das ganze Rudel schwenkte auf die neue Richtung ein. Plötzlich hatte eine erwachsene Löwin ein plärrendes Thompsonkalb am Genick, das



Abb. 3. Die Löwengruppe an der gefallenen Zebrastute

sie vor den sofort folgenden Rudelmitgliedern davontrug. Diese legten sich schließlich etwa 20 m vor die abwehrbereite Löwin und sahen ihr beim Fressen zu. Weiterziehend schwenkten die Löwen aus ihrer Marschrichtung auf eine 300 m entfernte Ansammlung von Hyänen, Schakalen und Geiern zu. Aber dort gab es nur noch Knochensplitter und Haarbüschel.

Im Laufe des Vormittags verjagten die Männchen des Rudels noch einmal und damit endgültig den fremden Löwen. Dann legten sie sich inmitten von Zebraherden an ein Wasserloch. Am Nachmittag stand plötzlich einer auf und trottete eiligst auf ein etwa 400 m weit entfernt liegendes Zebra zu, an dem eine Hyäne stand. Sofort folgten alle übrigen Löwen. Die stärksten Löwen fraßen die bereits tote Stute zwischen den Hinterbeinen an; einer trug das gut entwickelte, noch ungeborene Fohlen zum Fressen auf die Seite (Abb. 3). Die Schwächeren begannen am Kopf zu fressen, die 3 Junglöwen jedoch kamen nicht eher zum Futter, als bis sich die anderen gesättigt zurückgezogen hatten. Bis in die Nacht hinein lagerte das Rudel am Kadaver, fraß und verteidigte ihn gegen Hyänen und Schakale. Wieder brüllte in der Nähe ein fremder Löwe. Am nächsten Morgen verjagte ihn eines der Männchen; es war der Fremde vom Vortage. Im Laufe des Tages kopulierte ein Männchen mit einem jungen Weibchen, ohne daß die anderen Männchen daran Anstoß nahmen. Sie waren wohl noch zu jung, um untereinander in Geschlechtskonkurrenz zu treten. Um so interessanter war, daß sie den fremden Mähnenlöwen vertrieben hatten.

Gegen 18 Uhr begannen alle sich zu putzen (Abb. 5a, b) und zu koten, gingen herum und rieben die Köpfe aneinander. Um 19.15 Uhr schlenderten sie bei stärkster Dämmerung davon, erst in Reihe, dann fächerförmig ausgeschwärmt. Ich fuhr ihnen nach, worauf sie plötzlich umkehrten, den Wagen auf 1 bis 2 m umgingen und ihn lange prüften, ehe sie in der alten Richtung auf eine 500 m entfernte Gnuherde zuzogen. Noch einmal folgte ich ihnen, schaltete dazu den Handscheinwerfer ein, verjagte auf diese Weise die Gnus und ließ das Rudel, nachdem es den Wagen wiederum eingehend kontrolliert hatte, endlich allein. Ich hatte sie 54 Stunden ununterbrochen beobachtet; das war allerdings nur möglich, weil sie in der ersten Nacht nicht jagten und in der zweiten Nacht am Zebrakadaver aushielten.

Weitere Beobachtungen

a. Zur Aktivität: Außer diesem Beispiel sah ich 14mal einen Löwen allein oder eine Gruppe den ganzen Tag in praller Sonne liegen und erst bei fortgeschrittener Dämmerung gegen 19.30 Uhr (± 30 Min.) wegziehen; nur dreimal gingen sie am hellen Tage fort, wobei sie ganz offensichtlich zum Wasser oder in Deckung strebten. Da der Sättigungsgrad an der Bauchdicke sehr gut zu erkennen ist, konnte ich fünfmal feststellen, daß selbst hungrige Löwen tagsüber nicht herumlaufen. Satte wandern auch nachts nicht. Demnach ist der Löwe auch in den Gebieten ausgesprochen nachtaktiv, wo er nicht bejagt wird.

b. Zur Scheuheit der Löwen und ihrer Beutetiere: Die Jagd aller Raubtiere wird durch das Sicherverhalten ihrer Beutetiere begünstigt; denn diese springen nicht ungerichtet vor jeder Störung davon, sondern beobachten lange und kommen dabei dem Gegenstand ihrer Aufmerksamkeit sogar entgegen. Äsende und territoriale Tiere fliehen dann schließlich nur kurze Strecken, und wandernde Herden halten auf der Flucht ihre Zugrichtung ein. Auch wenn die Löwen ein Stück gerissen haben, sind sie schnell wieder auf 200 m von beobachtenden Huftieren umschlossen. Dichter kommen Huftiere auch an einen Landrover, von dem sie im Nationalpark doch wohl nie gejagt wurden, nicht heran; ich nenne das die „Meidedistanz“:

Auf „Meidedistanz“ (MD) nähern sich die Tiere freiwillig, z. B. grasend, einem

unbekannten stehenden Objekt. Die Meidedistanz ist größer als die „Fluchtdistanz" (FD) vor demselben, sich nähernden Objekt:

Hyänenhund	MD: 20–30 m	FD: 5–20 m
Löwe	MD: 20–50 m	FD: 10–20 m
Zebra, einige Antilopen	MD: 200–300 m	FD: 50–100 m

Die verschiedenen Löwenrudel und auch die einzelnen Mitglieder des 10köpfigen Löwenrudels waren verschieden scheu. Je jünger sie waren, desto früher zogen sie sich vor einem herankommenden Wagen zurück. Zwar gab es auch unter den Erwachsenen eines Rudels Vertraute und Ängstliche, doch hielten die meisten den Wagen von Anfang an auf 20 m aus. Alle Löwen wurden in der Nacht vertrauter; die schon am Tage wenig Ängstlichen schnupperten und kauten jetzt am Wagen und legten sich schließlich in der Nachtkühle eng zusammen 5 m neben ihn. Am nächsten Morgen rückte einer nach dem anderen wieder davon ab. Diese Nachtzahmheit fand ich bei Löwen immer wieder bestätigt. Nachtvertrautheit und Tagesscheuheit eines nachtaktiven Tieres hat erstmals Hediger (1934) beim Opossum beschrieben; Eibl-Eibesfeldt (1950) fand sie beim Dachs. Für diesen aktivitätsabhängigen Stimmungswechsel dürften gerade in Freiheit noch viele Beispiele zu finden sein. — Im Laufe von mehreren Tagen wurden die Löwen dem Wagen gegenüber auch am Tage zutraulicher und blieben es selbst dann noch, als ich ihnen während der folgenden Wochen nur ab und zu einmal begegnete. Hyänenhunde hingegen, die nach der Literatur (Attwell 1958) eine natürliche „Zahmheit" besitzen und von denen ich bisher 4 Monate lang ein achtköpfiges Rudel beobachtete, waren zwar von Anfang an weniger ängstlich, näherten sich aber dem Wagen in über 500 Beobachtungsstunden nie weiter als auf 10 m. Während also der Wagen als fremdes Objekt bei den Löwen einen Bedeutungswandel vom feindlichen zum nützlichen (Nahrung, Deckung) Objekt erfuhr, war er für die Hyänenhunde von vornherein weder das eine noch das andere, und darum lernten sie auch nicht, auf seine Anwesenheit zu reagieren. Dieser Vergleich des Gewöhnungsvorganges bei Löwe und Hyänenhund findet seine Parallele in den Unterschieden ihres oben erwähnten Sicherungsverhaltens. Auch unter Carnivoren ist die Umwelt für einen Allesfresser stärker bedeutungsgegliedert, seine Wahrnehmungsfähigkeit größer als bei einem Futterspezialisten.

c. Zum Paarungsverhalten: Außer den schon vorn beschriebenen sah ich noch dreimal Löwen bei der Paarung. Ein Paar beobachtete ich 8 Stunden lang, von denen es während 6 Stunden regelmäßig kopulierte (Abb. 4a–e), im Mittel alle 17 Min., und nur dreimal in kürzeren oder längeren Zeitabständen als 10 Min. Jedesmal waren Rudelangehörige in der Nähe, von denen besonders die Männchen Interesse zeigten, jedoch von dem begattenden Männchen durch kaum merkbares Drohen in Schach gehalten wurden. Einmal lief die Löwin auf einen in der Nähe brüllenden Fremden zu, worauf ihr jüngerer bisheriger Partner und sein Freund sich ängstlich zurückzogen. Alle diese Beobachtungen zeigen, daß der Löwe zur Paarung kein festes Revier braucht.

d. Zur Jagdweise: Einmal jagte ein Löwenrudel einigen Hyänen ein neugeborenes Gnu ab. Zweimal sah ich, wie Löwen ein Rudel Hyänenhunde von deren Beute, einem Gnukalb bzw. einer Grantgazelle vertrieben. Ein einzelner Mähnenlöwe versuchte sich ohne Erfolg an einem Schuppentier. Dies alles stimmt mit Berichten in der Jagdliteratur überein, wonach Löwen — ganz im Gegensatz zu Hyänenhunden — in ihrer Nahrung nicht wählerisch sind.

Wandernde Löwen gehen nicht, wie viele Huftiere, im „Gänsemarsch", sondern in aufgelöster Reihe. Ein Beuteobjekt schleichen sie in Fächerformation an. Je älter und erfahrener sie sind und je näher sie dem Beutetier kommen, desto langsamer gehen sie vor. So bietet sich schon von selbst eine Rollenverteilung an, in der die voreiligen

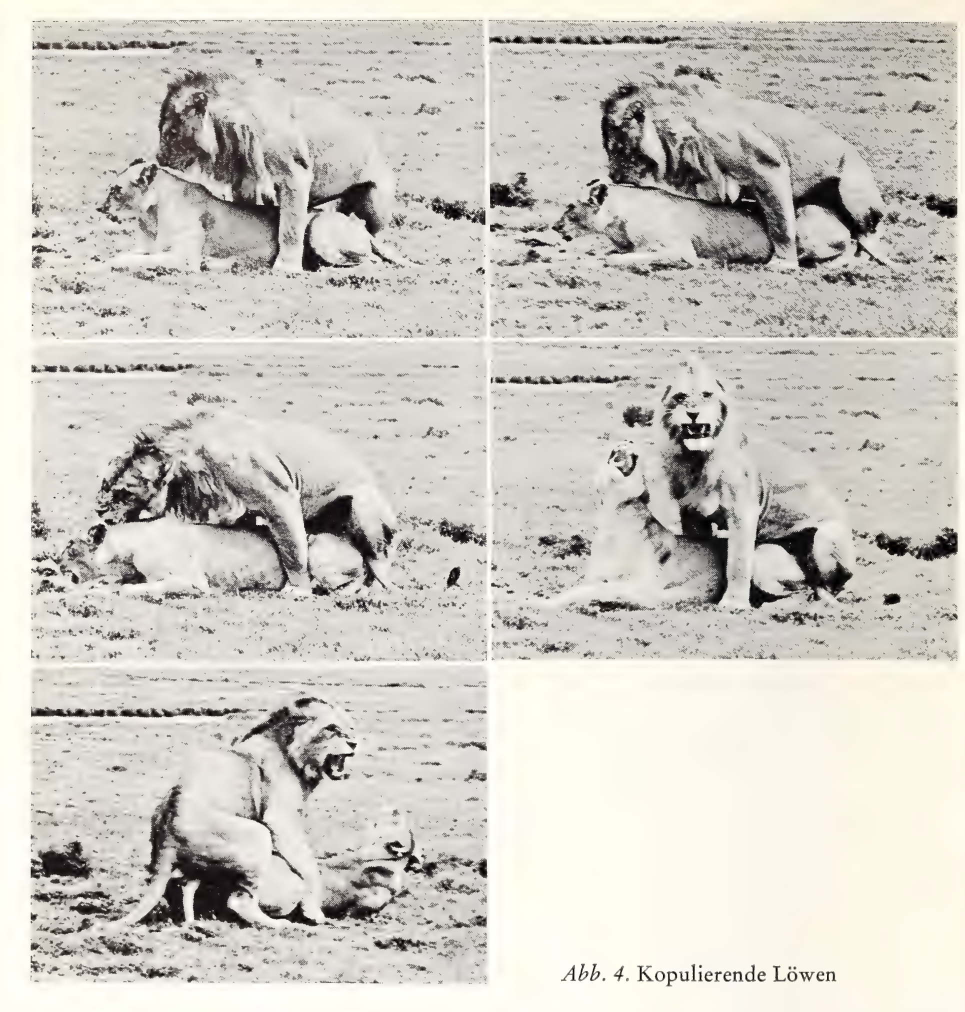
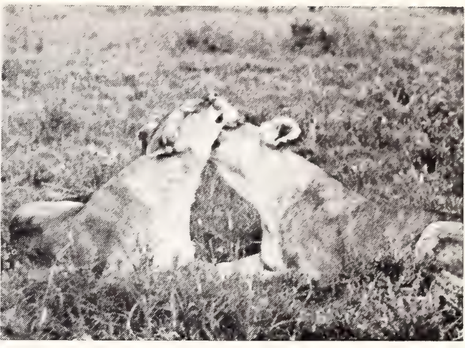


Abb. 4. Kopulierende Löwen

Jüngeren die Treiber sind, welche die Aufmerksamkeit des Wildes auf sich ziehen, während die alterfahrenen Löwen umsichtiger vorrücken, eher übersehen werden und somit in eine bessere Angriffsposition kommen können.

Unmöglich ist es, die Löwen in der Nacht auf ihren Jagdzügen mit dem Wagen zu begleiten. Bei Mondschein sieht man mit dem Fernglas 300 m weit, aber ebensoweit sehen die Huftiere den Wagen und fliehen. Auch die anschleichenden Löwen haben in der deckungslosen Steppe während der mondhellen Nachtstunden wenig Chancen. Bei fast völliger Dunkelheit verfolgte ich sie mit dem Fernglas so lange es ging, fuhr ihnen dann nach und schaltete, wenn ich sie nicht fand, kurz die Scheinwerfer ein. Da lagen sie dann oft vor einer Huftierherde im schönsten Bühnenlicht; die Herde flüchtete, und die Löwen erhoben sich zu neuer Pirsch. Spätestens nach dem dritten, auf diese Weise von mir vereitelten Angriff blieb ich stehen und versuchte, durch Lauschen etwas über die Jagdmethoden der Löwen zu erfahren. Wohl brüllten sie ringsum in weiter Ferne, doch hörte ich selten einen Laut des von mir verfolgten Rudels aus der Nähe.

Während über 30 Übernachtungen in freier Steppe, in denen viele Löwen den Wagen aufsuchten, brüllten sie nur einmal in nächster Nähe; es war das „zahmste" je



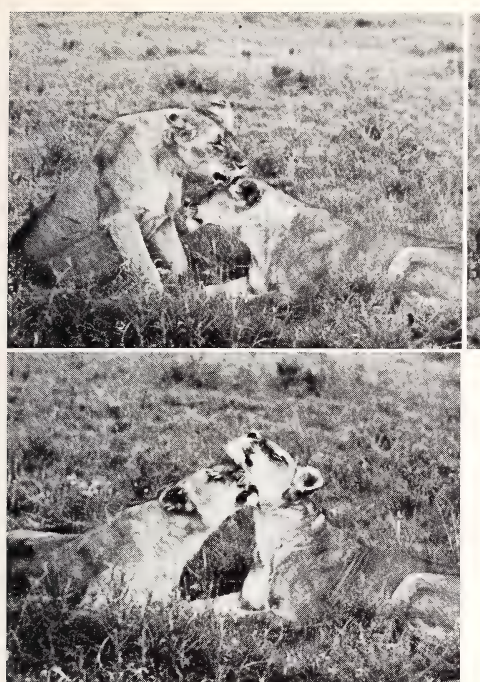


Abb. 5. Sich gegenseitig putzende Löwinnen. Geleckt werden nur die der eigenen Zunge nicht erreichbaren Körperteile Kopf und Hals

von mir angetroffene Rudel und das einzige, dem ich ausweichen mußte, weil die Tiere sich nicht davon abhalten ließen, in die Reifen zu beißen. Sonst ließen sich selbst die vertrauten Serengeti-Löwen durch einen Wagen in ihrem nächtlichen Treiben stören.

Ebenso trog die Hoffnung, Geräusche des Beutemachens in einiger Entfernung zu hören. Nachdem ich wieder einmal die Verfolgung des Rudels aufgegeben hatte, verstummte schlagartig ringsum das Blöken der Gnus, ein Zeichen, daß sie gestört worden waren; gleich darauf stoben sie davon. Im aufblitzenden Scheinwerferlicht sah ich auf weniger als 200 m zwei Löwen über einem Gnu liegen und von allen Seiten andere Löwen herbeieilen. Die Beutefanghandlung war schnell und geräuschlos abgelaufen. Obwohl ich in unmittelbarer Nähe stand, war ich nicht sicher, ob ein gesundes, krankes oder gar schon totes Stück angefallen worden war.

Ist der Löwe ein „Schädling“?

Solange man den Beutesprung des Löwen nicht selbst sieht, kann man über seine Rolle als Freßfeind der Huftiere nichts aussagen. Ich sah einzelne alte und/oder kranke Löwen gefallene Stücke anschneiden, die sehr wahrscheinlich schon tot oder bewegungsunfähig waren. Zur allgemeinen Überraschung für alle Beobachter gibt es in der Steppe eine große Anzahl verkrüppelter sowie unfall- oder parasitenkranker Tiere. Man hat den Eindruck, jeder Löwe müsse inmitten der großen Huftierherden genügend Nahrung an kranken Tieren finden.

Aber auch in anderer Hinsicht ist der Löwe der Serengeti ein ökonomischer Jäger im Sinne der Erhaltung der großen Huftierherden: Er schlägt vorzugsweise erwachsene Tiere. Hyänen hingegen haben sich weitgehend auf die Jagd nach Neugeborenen spezialisiert; sie durchkämmen in großer Zahl systematisch die Herden und fangen vermutlich $1/3$ bis die Hälfte aller Neugeborenen weg. Der Löwe stößt nur zufällig einmal

auf ein Kalb oder jagt es einer Hyäne ab; in der Hauptsache hält er sich an erwachsene Gnus und Zebras. Auf diese erfolgreich zu jagen, erfordert aber eine ausgearbeitete Jagdtechnik, die von den Jungen mühsam gelernt werden muß. Die ihre Mütter und das Rudel mit 3 oder 4 Jahren verlassenden Männchen und Weibchen sind noch keineswegs perfekte Großwildjäger. So sieht man in dieser Altersgruppe recht magere Exemplare, und dies in einem wildreichen Gebiet wie der Serengeti! Gäbe es weniger Huftiere dort, so hätten die Junglöwen nur geringe Jagdchancen.

Die Löwen der Serengeti sind trotz Wildreichtum also nur mäßig ernährt. Würde sich ihr Bestand bei einer Dezimierung der Beutetiere verringern oder bei einer Zunahme vergrößern? Während zehntausende Gnus und Zebras die Steppe bevölkerten, sah und hörte ich nicht mehr Löwen als zu der Zeit, da die großen Huftierherden abgewandert waren und nur noch einzelne Antilopen und Zebras in der Steppe standen. Die Art, wie der Löwe alles und jedes auf seine Freßbrauchbarkeit hin untersucht, befähigt ihn, auch in nahrungsarmen Gebieten zu leben; doch ist ihm das nur in einem großen Jagdgebiet möglich. Viele Beobachtungen sprechen für eine Reviertreue des erwachsenen Löwen (Carr 1962, Guggisberg 1960). Unterscheidet man Freß-, Paarungs- und Brutreviere, so würde ich beim Löwen am ehesten ein Freßtier vermuten, das unabhängig von der Zahl der darin vorkommenden Huftiere eine arttypische, ursprünglich auf wildarme Gebiete abgestimmte Größe hat. Im wildreichen Serengeti-Nationalpark könnten demnach, gemessen an den Beutetieren, weit mehr Löwen als vorhanden leben, doch steht ihr Revierverhalten einer Bevölkerungszunahme entgegen.

Zusammenfassung

Länger als ein halbes Jahr wurde im Serengeti-Nationalpark Ostafrikas das Sozialverhalten der Löwen studiert. Die angewendete Beobachtungsmethode ermöglichte eine intensive Freilandforschung ohne allzu großen Aufwand und ist, wie die Ergebnisse zeigen, jeder Sozialstudie an gefangenen Großsäugern überlegen. – Der Löwe ist auch da, wo er nicht gejagt wird, streng nachtaktiv. Einige Jagdversuche am Tage, meist von Junglöwen, lassen das Grundschema der Löwentreibjagd erkennen: Die jungen Löwen pirschen, aber zu auffällig, und lenken damit die Aufmerksamkeit des Wildes, das nie Hals über Kopf flieht, auf sich, wodurch die vorsichtigen Alten in gute Sprungpositionen kommen können. – Ein Vergleich zwischen dem Jagdspezialisten Hyänenhund und dem Allesfresser Löwe erklärt ihre unterschiedliche Vertrautheit, die beim Löwen nachts noch größer als tags ist. – Der Löwe ist kein „Schädling" der Huftiere. Auch in wildreichen Gebieten sind viele Löwen sehr mager. Möglicherweise ist der besiedlungsbegrenzende Faktor für Löwen ihre Reviergröße, ganz sicher aber nicht das Futterangebot.

Summary

The social behaviour of lions has been studied for more than half a year in the Serengeti National Park in East Africa. The observational method employed permits intensive research in the field without excessive cost and is thus superior to any social study on large mammals in captivity.

Even where they have not been subject to hunting, lions are strictly nocturnal. A few attempts, mostly by young lions, to hunt in the daytime reveal the basic pattern of cooperative hunting in lions: the young lions stalk too conspicuously and thus attract the attention of the quarry, which never flees precipitately, and thereby enable their more cautious elders to get into favorable attack positions.

Comparison between the African Hunting Dog, a highly specialized hunter, and the more omnivorous lion accounts for their differing tameness, which in the lion is further differentiated into tameness at night and relative shyness in the daytime.

The lion is not destructive to hooved game. Even in areas densely populated with game animals, many of the lions are very thin. The factor limiting the population density of lions might be the size of their territories, but it is most certainly not the food supply.

Literatur

Attwell, R. J. G. (1958): The African Hunting Dog. Oryx 4, 326–328.

Carr, N. (1962): Return to the Wild. Collins, London.

Eibl-Eibesfeldt, I. (1950): Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (*Meles meles* L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles. Z. f. Tierpsychol. 7, 327–355.
Guggisberg, C. A. W. (1960): Simba. Hallwag-Verlag, Bern.
Haas, G. (1958): 24-Stunden-Periodik von Großkatzen im Zoologischen Garten. Säugetierkundl. Mitt. **6**, 113–117.
Hediger, H. (1934): Über einen Fall von Zahmheit bei *Didelphys.* Der Zool. Garten 7, 28—44, Leipzig.
Kühme, W. (1964): Die Ernährungsgemeinschaft der Hyänenhunde (*Lycaon pictus lupinus* Thomas, 1902). Naturw. **51**, p. 495.
Schaller, G. B. (1963): The Mountain Gorilla. The University of Chicago Press.
Washburn, S. L., and de Vore, I. (1961): The Social Life of Baboons. Scientific American **204**, 62–71.

Anschrift des Verfassers: Dr. Wolfdietrich Kühme, Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie, 8131 Seewiesen/Obb. über Starnberg

Die *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo

Von M. Eisentraut

Eingang des Ms. 1. 4. 1965

Unter dem Namen *Mus alleni* beschrieb Waterhouse im Jahre 1837 eine Muride, die W. Allen in nur einem Exemplar auf der Insel Fernando Poo gesammelt hatte. Später wurde diese Art zusammen mit verwandten Formen in die von Thomas 1926 aufgestellte Gattung *Hylomyscus* einbezogen. Leider ist die für *alleni* gegebene Beschreibung überaus mangelhaft; darüber hinaus ist der Typus ein halbwüchsiges Jungtier, so daß es unmöglich erscheint, die charakteristischen Artmerkmale zu erkennen. Alle späteren Arbeiten, insbesondere solche, bei denen neu zu beschreibende Formen mit *alleni* verglichen werden (z. B. Thomas 1911), gehen daher von einer unsicheren Grundlage und von unklaren Voraussetzungen aus. Jede Diskussion über die verwandtschaftlichen Beziehungen der einzelnen Formen der offenbar noch sehr labilen und im Zustand der Aufspaltung begriffenen *Hylomyscus*-Gruppe und über ihre systematische Eingruppierung bleibt unbefriedigend, solange keine genaue Diagnose der erstbeschriebenen Form *alleni* vorliegt.

Da für *alleni* die relativ kleine Insel Fernando Poo terra typica ist, wäre die Festlegung der Artmerkmale an Topotypen-Material sehr leicht, vorausgesetzt, daß auf der Insel nur eine einzige *Hylomyscus*-Form vorkäme. Dies trifft nun allerdings nicht zu. Bei der Bearbeitung meines reichen auf Fernando Poo gesammelten Materials[1] stellte es sich nämlich heraus, daß hier vier differente *Hylomyscus*-Formen zu unterscheiden sind, von denen die eine auf die Niederungsgebiete, die drei anderen auf Montangebiete beschränkt zu sein scheinen. Die Fundorte, an denen sich diese vier Formen fanden, sind folgende:

Form a: San Carlos (Westküste) und Ureca (Südküste), jeweils 30 bis 50 m Meereshöhe,

Form b: Mocatal, ca. 1200 m, und Gebiet des Rio Iladyi, ca. 1050 m, beide in der Südkordillere; ferner einige Stücke bei Refugio (2000 m) am Hang des Nordgebirges,

[1] Die im Jahre 1962/63 durchgeführte Reise wurde von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt.

Form c: Refugio, ca. 2000 m am Nordhang des Nordgebirges, ferner in 2 Stücken oberhalb von Moca in ca. 1500 m, Südkordillere,

Form d: Ein Exemplar bei Moca, ein weiteres bei Refugio.

Die Form d ist offenbar sehr selten und mit Sicherheit als zu *H. aeta* gehörig zu determinieren. Es bleibt damit zunächst die Frage, welche von den drei übrigen Formen als *alleni* zu bezeichnen ist. Da der genaue Fundort des Typus-Exemplares nicht bekannt ist, sind wir auf Vermutungen angewiesen.

Die Entdeckung und Beschreibung von *alleni* stammt aus der Zeit der allerersten Anfänge der faunistischen Inselerforschung. Es ist mit ziemlicher Sicherheit auszuschließen, daß in den dreißiger Jahren des vorigen Jahrhunderts ein Europäer schon in die obere Montanregion der Insel vorgedrungen ist; als Zeitpunkt für die Erstbesteigung des Pik von St. Isabel (durch Beecroft) wird das Jahr 1843 angegeben. Ebenso unwahrscheinlich ist es, daß damals, als selbst das Niederungsgebiet noch recht wenig erschlossen war, ein Sammler in die noch schwer zu erreichende untere Montanregion des Mocatales gelangte. Es kann daher mit einem sehr hohen Grad von Sicherheit angenommen werden, daß der Typus von *alleni* nicht zur Form c oder b gehört, sondern zur Form a, die mir selbst ausschließlich aus den küstennahen Niederungen vorliegt. Ich möchte daher das Niederungsgebiet von Fernando Poo als das Fundgebiet für den Typus vom *alleni* ansehen und meine zu Form a gestellten Exemplare als Topotypen-Stücke dieser Art bezeichnen. Ehe ich eine genaue Beschreibung von ihnen gebe und die Unterschiede zu Form b, c und d herausstelle[2], füge ich hier das zusammenfassende Ergebnis an, zu dem Herr Dr. J. Niethammer gekommen ist, nachdem er auf meine Bitte hin dankenswerterweise eine kleine Auswahl meiner Exemplare, und besonders auch halb-

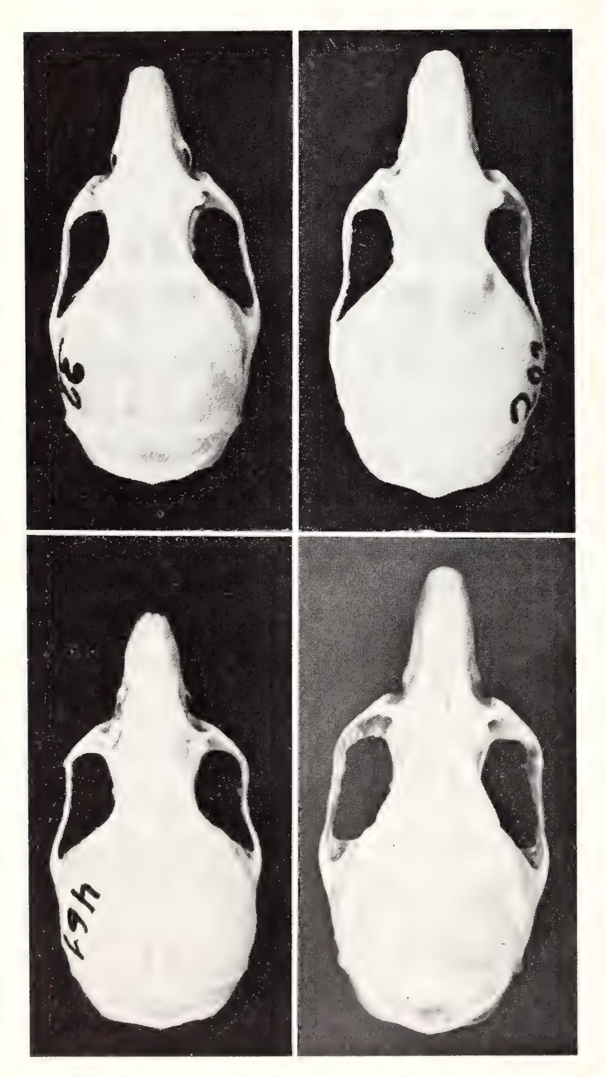


Abb. 1. Aufsicht der Schädel der 4 *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo. Oben links: Form a (= *H. alleni alleni*), rechts: Form b, unten links: Form c, rechts: Form d (= *H. aeta*).

[2] Für die Mithilfe bei der Herausstellung einiger differenter Merkmale bin ich Herrn Prof. Dr. Heim de Balsac zu Dank verpflichtet.

Tabelle 1

Gegenüberstellung einiger Körper- und Schädelmaße bei den vier *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo

	Form a = *alleni alleni* 8 Exemplare	Form b 22 Exemplare	Form c 26 Exemplare	Form d = *aeta* 2 Exemplare
Kopf—Rumpf	90,1 (83— 97)	86,1 (78— 97)	77,8 (70— 87)	88 u. 90
Schwanz	119,6 (115—128)	119,1 (110—127)	123,2 (110—135)	120 u. 129
Ohr	14,6 (14—15,5)	15,1 (14— 16)	17,9 (16,5—19,5)	14 u. 14,5
Hinterfuß	17,6 (16,5—19)	18,6 (16— 20)	18,4 (16— 20)	19 u. 19
Schädellänge	24,2 (23,3—25)	24,9 (24,2—25,7)	23,1 (22—24,2)	26,3 u. 26,4
Hirnkapselbreite	10,9 (10,8—11)	11,4 (11—11,9)	10,6 (10,1—11,1)	11,5 u. 11,9
Interorbitalbreite	4,3 (4,1—4,5)	4,3 (4,0—4,6)	4,1 (3,9—4,3)	4,4 u. 4,7
Obere Molarenreihe	3,7 (3,6—3,8)	3,8 (3,6—4,0)	3,6 (3,3—3,7)	4,3 u. 4,3
Diastema	6,9 (6,7—7,4)	6,9 (6,4—7,4)	6,5 (6,0—7,2)	7,1 u. 7,1
Rostrumlänge	7,7 (7,3—8,4)	8,3 (7,8—8,9)	7,2 (6,0—7,9)	8,8 u. 8,9
Rostrumbreite	4,5 (4,3—4,8)	4,5 (4,3—5,0)	3,9 (3,5—4,4)	4,3 u. 4,3

wüchsige Stücke, mit dem im Londoner Museum befindlichen Typus von *alleni* verglichen hatte: „Das Typus-Exemplar von *Hylomyscus alleni* ist so jung, daß man danach nicht sicher feststellen kann, zu welcher Fernando Poo-Form es gehört. Die relativ große Molarenlänge, der proodonte I^1 und das kleine Ohr sind aber jedenfalls am ehesten mit der auf Meereshöhe festgestellten Form vereinbar. Es wäre also am besten, auf diese den Namen *H. alleni* zu fixieren."

Nachdem ich bereits in einer vorhergehenden Arbeit (Eisentraut 1965) mich mit den auf Fernando Poo gefundenen *Hylomyscus*-Formen beschäftigt hatte, gebe ich hier außer der Gegenüberstellung der Schädel und einiger Schädelmerkmale (Abb. 1–3) und der vergleichenden Gegenüberstellung wichtiger Körper- und Schädelmaße (Tab. 1) eine genauere und ergänzende Beschreibung der vier *Hylomyscus*-Formen. Dabei bezeichne ich, wie erwähnt, die von mir ausschließlich im Niederungsgebiet gefundene Form a als *alleni* und führe sie als Nominatrasse auf. Die Form d ist mit Sicherheit als *aeta* anzusprechen. Von einer Eingruppierung oder Benennung der Formen b und c sehe ich vorläufig ab. Dies wäre nur nach einer umfassenden Durcharbeitung der gesamten Gattungsangehörigen in befriedigender Weise möglich.

Form a: *Hylomyscus alleni alleni*

Die hierher gehörenden Stücke zeigen auf dem Rücken eine mehr oder weniger kräftige rotbraune Färbung, die nur in geringem Maße von helleren zu dunkleren Tönen variiert. Die Flanken sind etwas aufgehellt. Das Einzelhaar ist im Basisteil dunkelgrau, im distalen Teil rotbraun und an der äußersten Spitze schwärzlich. Die Unterseite erscheint weißlich. Auch hier ist die Haarbasis grau. Das Fell ist relativ kurz und glatt. Die Zehen der Vorder- und Hinterextremitäten sind weißlich gezeichnet, Ohren und Schwanz dunkelbraun. Die Mammaeformel lautet: 2–2 = 8.

Für die Kopf-Rumpflänge wurde ein Durchschnitt von 90,1 mm bei einer Schwankungsbreite von 83—97 mm berechnet. Der Schwanz ist mit 119,6 mm (115—128 mm) weit überkörperlang, aber im Vergleich zu Form c relativ kurz; das Verhältnis Kopf-Rumpflänge : Schwanzlänge wurde mit 100 : 133 (121—147) festgestellt. Die Ohrlänge beträgt nur 14,6 (14—15,5) mm, die Hinterfußlänge 17,6 (16,5—19) mm; beide sind im Vergleich zu Form c relativ gering.



Abb. 2. Seitenansicht der Schädel der 4 *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo. Von oben nach unten: Form a (= *H. alleni alleni),* Form b, Form c und Form d (= *H. aeta).* Beachte vor allem die Stellung der I^1 und die lange Molarenreihe der Form d

Die Proportionen des Schädels zeigen die Abb. 1—3. Es ist ebenso wie auch bei den Formen b und c keine stark hervortretende Supraorbitalleiste ausgebildet, wohl aber eine scharf abknickende Kante. Der Supraorbitalbogen bildet die in den Abbildungen dargestellte Form. Besonders hervorzuheben ist die orthodonte bis schwach proodonte Stellung der oberen Incisivi. Die Schädelmaße ergeben sich aus Tabelle 1.

Wie erwähnt, stammen alle zu dieser Form gerechneten Stücke von San Carlos und Ureca. *Alleni* scheint daher auf Fernando Poo in seiner Verbreitung auf das Niederungsgebiet beschränkt zu sein, sie ist hier jedoch nicht allzu häufig. Bei San Carlos fingen wir die Art in einer Kakaopflanzung, einige Stücke auch in den Räumen eines Pflanzungshauses. Bei Ureca kam sie in dem mehr Sekundärwald-Charakter tragenden Küstenstreifen vor.

Form b: *Hylomyscus* sp.

Die Rückenfärbung dieser Form ist ein dunkles Braun mit weit weniger rotbraunem Einschlag als bei *alleni,* dagegen mit Variation zu Graubraun. Die Flanken sind schwach aufgehellt. Bei vielen Stücken ist an der Übergangszone zur weißlichen Unterseite ein schmaler lohfarbener Randstreifen ausgebildet. Der Basisteil des einzelnen Rückenhaares ist wie bei Form a dunkelgrau, der Endteil dagegen dunkelbraun mit einer schwärzlichen Spitze. Bei einigen Exemplaren ist die Ausdehnung der Weißzeichnung im distalen Teil der Extremitäten (Zehenteil) etwas größer als bei der vorhergehenden Form. Ohren und Schwanz sind dunkelbraun. Das Fell ist relativ kurz und mit wenigen Ausnahmen ziemlich glatt. Die Mammaeformel lautet : 2—2 = 8.

Die durchschnittliche Kopf-Rumpflänge beträgt 86,1 (78—97) mm und die Schwanzlänge 119,1 (110—127). Es ergibt sich ein Verhältnis Kopf-Rumpflänge : Schwanzlänge = 100:140 (126—152). Die Ohrlänge ist mit 15,1 (14—16) mm relativ gering. Die Hinterfußlänge beträgt 18,6 (16—20) mm.

Im Gegensatz zu *alleni* sind die Spitzen der oberen Incisivi etwas nach hinten ge-

richtet, also als opisthodont zu bezeichnen. Dies Kennzeichen erscheint wesentlich. Der Supraorbitalbogen verläuft ähnlich wie bei *alleni.*

Sämtliche im Mocatal und am Rio Iladyi gefundenen Exemplare gehören dieser Form an. Außerdem fand sie sich vereinzelt unter den bei Refugio gesammelten Stücken. Bis auf weiteres können wir sie als Montanform ansehen, die vornehmlich die untere Montanstufe bewohnt, jedoch bis in die obere Montanzone hineinreicht.

Form c: *Hylomyscus* sp.

Die Rückenfärbung ist bei dieser Form mittel-gelblichbraun. An den Flanken wird der Ton wesentlich heller, und da die Unterseite relativ dunkel weißlich-grau meliert erscheint, ist die Grenze zwischen Ober- und Unterseitenfärbung etwas weniger scharf. Ganz allgemein ist das Fell langhaariger und wirkt daher lockerer als bei den beiden

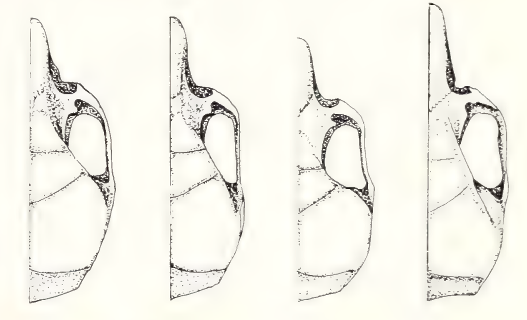


Abb. 3. Schädelhälften der 4 *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo. Von links nach rechts: Form a (= *H. alleni alleni*), Form b, Form c und Form d (= *H. aeta*)

vorhergehenden Formen. Der grau getönte Basisteil des Einzelpaares ist sehr lang, und der gelblich braun getönte Endabschnitt des Haares nimmt nur etwa $^{1}/_{5}$ der gesamten Haarlänge ein. Auch hier ist die äußerste Spitze schwärzlich. Der relativ dunkle Ton der Unterseite kommt dadurch zustande, daß der Anteil der weißen Haarspitze an der Gesamtlänge des Haares sehr gering ist und der dunkelgraue Basisteil sehr stark den Gesamtfarbeindruck beeinflußt. Die Ausdehnung der weißlichen Haarpartie auf den Zehen ist meist an der Vorderextremität größer als auf der Hinterextremität. Ohren und Schwanz sind dunkelbraun. Mammaeformel: 2—2 = 8.

Die Kopf-Rumpflänge ist bei Form c mit 77,8 (70—87) mm wesentlich geringer als bei Form a und b, dagegen ist die Schwanzlänge mit 123,2 (110—135) mm nicht nur relativ, sondern auch absolut größer, so daß das Verhältnis Kopf-Rumpflänge : Schwanzlänge einen Wert von 100:159 (146—173) ergibt. Besonders auffallend sind die bedeutend größeren Ohren, für die eine Länge von 17,9 (16,5—19,5) festgestellt wurde. Beim Vergleich mit den entsprechenden Werten der Formen a und b sehen wir in diesem Merkmal keine Überlappung der Variationsbreiten. Die Hinterfußlänge beträgt 18,4 (16—20) mm.

Der Schädel der Form c zeichnet sich ganz allgemein durch geringere Maße aus. Auffallend ist ferner das schlankere und kürzere Rostrum. Der Supraorbitalbogen verläuft in einer gleichmäßigen Rundung und hat keine scharfe Kante. Die oberen Incisivi stehen orthodont. Entsprechend der geringeren Schädelgröße sind die Molarenreihen etwas kürzer und die Molaren selbst sowie die Incisivi schmäler.

Die mir vorliegenden Exemplare der Form c wurden zumeist im oberen Montanwaldgebiet des Nordgebirges bei Refugio in 2000 m Höhe gesammelt. Nur zwei Exemplare, darunter ein noch nicht voll erwachsenes und daher noch nicht die endgültigen Körper- und Schädelmaße aufweisendes Stück erbeutete ich im Gebiet der

Südkordillere oberhalb von Moca in ca. 1500 m Höhe, also bezeichnenderweise auch hier in höherer Berglage. Bis auf weiteres können wir daher diese Form auf Fernando Poo als einen Bewohner der oberen Montanregionen ansehen.

Form d = *Hylomyscus aeta*

Diese Form ist in dem mir vorliegenden Fernando-Poo-Material nur in 2 sehr typisch ausgeprägten Exemplaren vertreten, und zwar von dem Fundort Refugio (2000 m) und Moca (1200 m). Das bis dahin in Alkohol aufbewahrte Stück (Nr. 398) vom erstgenannten Fundort wurde erst als *aeta* erkannt, nachdem der Schädel präpariert war. Beim Fang dieses Tieres wurde jedoch als auffällige Besonderheit die rotbraune Rückenfärbung und sehr helle weißliche Unterseitentönung notiert. Im einzelnen zeichnet sich diese Form durch folgende Merkmale aus:

Die Rückenfärbung des Refugio-Stückes hat einen deutlichen rotbraunen Einschlag, der dem gelblich-bräunlich getönten Moca-Tier fehlt. Die Seitenpartien sind bei beiden in entsprechender Tönung etwas aufgehellt. Die Unterseiten erscheinen fast reinweiß, und zwar zufolge eines sehr ausgedehnten weißen Endabschnittes des Einzelhaares, wodurch die Auswirkung des nur relativ kurzen grauen Basisteils auf den allgemeinen Farbton gering ist. Hände und Füße sind oberseits weißlich mit dunkler Schattierung in der Mittellinie. Die Färbung der Ohren und Schwänze ist mittelbraun. Die Mammaeformel lautet bei beiden Weibchen 1—2=6. Der Wegfall eines vorderen Zitzenpaares scheint für diese Form typisch zu sein.

Körper- und Schwanzmaße (vergl. Tabelle 1) liegen weitgehend innerhalb der Variationsbreite der Formen a und b. Das Verhältnis von Kopf-Rumpflänge : Schwanzlänge beträgt bei den beiden Stücken 100:136 und 100:143. Die Ohrlänge ist mit 14 und 14,5 mm relativ gering; die Länge der Hinterfüße beträgt je 19 mm.

Tabelle 2

Gegenüberstellung einiger Körpermerkmale der vier *Hylomyscus*-Formen von Fernando Poo

	Form a = *alleni alleni*	Form b	Form c	Form d = *aeta*
Rückenfärbung	rotbraun (Sudan Brown nach Ridgway)	dunkelbraun (Saccardos Umber)	gelblich-braun (Tawny Olive)	gelblich-braun bis schwach rotbraun (Tawny Olive bis Cinnamon Brown)
Bauchfärbung	weißlich	weißlich	weißlich-dunkelgrau meliert	stark weißlich
Rückenfell	glatt, glänzend	glatt, etwas stumpfer	aufgelockert	etwas aufgelockert
Haarlänge auf Rückenmitte	ca. 6,5 mm	ca. 7,0 mm	ca. 8,5 mm	ca. 7,5 mm
Ohrlänge	kurz	kurz	lang	kurz
Kopf-Rumpf : Schwanz	100:133 (121—147)	100:140 (126—152)	100:159 (146—173)	100:136 u. 143
Stellung der oberen I	orthodont (bis proodont)	opisthodont	orthodont	schwach opisthodont

Diese Form zeigt die größten Maße für die Gesamtschädellänge. Das auffallendste Merkmal ist die scharf ausgeprägte Supraorbitalleiste, die in einer gestreckten – nicht gebogenen – Linie schräg von vorn nach hinten verläuft. Ferner hat diese Form mit 4,3 mm die größte Länge der oberen Molarenreihe unter den 4 Fernando-Poo-Vertretern (vergl. Abb. 2 und Tab. 1). Die oberen Incisivi stehen schwach opisthodont. Das Rostrum ist relativ lang, aber nicht übermäßig breit.

Die 2 Funde deuten darauf hin, daß *aeta* auf Fernando Poo möglicherweise auf die Montanregion beschränkt ist, jedoch hier sowohl in der unteren als auch in der oberen Stufe vorkommt. In der erstgenannten lebt sie zusammen mit Form b, in der letzteren zusammen mit Form b und c.

Abschließend gebe ich hier noch einmal eine vergleichende Gegenüberstellung einiger wichtiger unterschiedlicher Körpermerkmale (Tabelle 2), die ich bei den vier Formen von Fernando Poo festgestellt habe:

Zusammenfassung

Fernando Poo wird von vier *Hylomyscus*-Formen bewohnt, deren unterschiedliche Körper- und Schädelmerkmale gegenübergestellt werden. Die ausschließlich im Niederungsgebiet gefundene Form wird als *H. alleni alleni* fixiert. *H. aeta* liegt nur in zwei Exemplaren aus der unteren und oberen Zone des Montangebietes vor. Die systematische Eingruppierung der ebenfalls auf die Montangebiete beschränkten übrigen zwei Formen muß zunächst dahingestellt bleiben.

Summary

The differing body and skull characteristics of the four forms of *Hylomyscus* inhabiting Fernando Poo are compared. The form confined to the low ground is considered as representing *H. alleni alleni.* Only two specimens of *H. aeta* have been found from the lower and upper montane regions respectively. The affinities and the proper classification of the two remaining forms, which are likewise confined to the montane regions must, for the time being, remain in doubt.

Literatur

Eisentraut, M. (1965): Die Muriden von Fernando Poo. Zool. Jahrb. Syst. (im Druck).
Thomas, O. (1911): Three new African Rodents. Ann. Mag. Nat. Hist. (8), 7, 590–593.
Thomas, O. (1926): The generic position of certain African Muridae hitherto referred to *Aethomys* and *Praomys.* Ann. Mag. Nat. Hist. (9) 17, 174–179.
Waterhouse, G. (1837): (Several small Quadrupeds). Proc. Zool. Soc. London, 75–78.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. M. Eisentraut, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Koblenzer Straße 150–164

A Note on *Tadarida (Chaerephon) bivittata* Heuglin

By R. W. Hayman and David L. Harrison

Eingang des Ms. 3. 3. 1965

Abstract: A reexamination has been made of the original specimens of the little-known bat *Tadarida (Chaerephon) bivittata* Heuglin. Detailed external measurements and skull measurements are published for the first time. Further specimens from Kenya, Uganda and Northern Rhodesia (Zambia) are also reported on. It is concluded that the species is a very distinct one but that the colour pattern, particularly as regards the spotting or striping from which the species takes its name, is very variable individually.

Heuglin (1861) described in some detail, under the name *Nyctinomus bivittatus*, three specimens preserved in alcohol of a molossid bat from the neighbourhood of Keren, Eritrea. One of the distinguishing features was the presence on the crown of two white stripes or groups of white spots, with a varying amount of white flecking on the shoulders and back and elsewhere. No characters sufficient to indicate affinity of the species with either of the subgenera *Chaerephon* Dobson or *Mops* Lesson as later defined by Thomas (1913) appear in the description. In a postscript (p. 18, under the lapsus *Nycticejus bivittatus)* Heuglin referred to further specimens, some of which showed a reddish brown colour variation, distinct from the normal dull umber brown, allied to an almost complete absence of the white markings as described originally on p. 13. Heuglin gave few details of the teeth, and none of the skulls, which were not removed from the specimens. Later writers have added little to our knowledge of Heuglin's new species. Fitzinger (1870) did little more than repeat the original description, and added to the range, without further explanation, "Süd-Ost Afrika". Dobson (1878) gave a brief diagnosis based on his own examination at Stuttgart of what he refers to as the type of the species. His description of the pattern of spotting differed from Heuglin's in describing the spots as grey rather than white. He also considered the species to be very closely allied to *Nyctinomus plicatus* of India, of which, in his view, it might be considered the African representative. Heuglin (1877) gave a further brief diagnosis of the species under the generic name *Dysopes*, and indicated the range of the species more closely as from the Anseba River as far as Keren, and also by the Atirba stream (which we have not located).



Fig. 1. Dorsal view of head and neck of ♂ *Tadarida bivittata* from Nairobi, Kenya, 29. III. 1955, collected by Dr. Le Pelley; Coryndon Museum No. 5551

Matschie (1895) listed the species from two Tanganyika localities, without comment, but the brief description given of his specimens raises doubt of the identification. De Winton (1901) said of *bivittata*, which he had not seen "From the description this would appear to be very nearly allied to *N. angolensis*, as are also *Dysopes hepaticus* Heugl., and *D. talpinus* Heugl." Senna (1905) in a report on Eritrean bats, briefly noted Matschie's report of the species in German East Africa (= Tanganyika), and quoted also de Winton's suggestion of its possible affinity with *N. angolensis* Peters. He did not refer to any further specimens. Thomas (1913) included *bivittata* among the African mem-

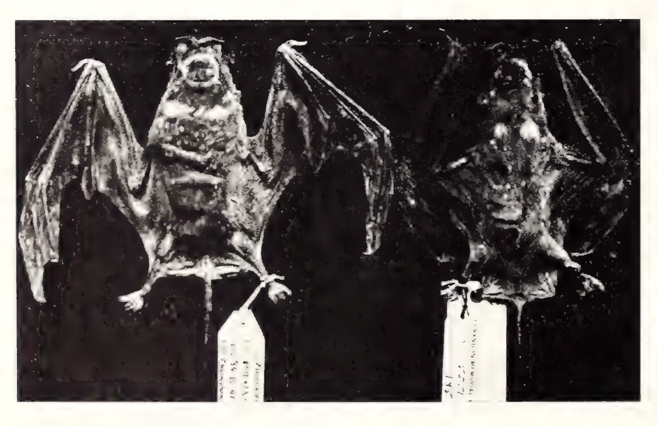


Fig. 2. Photo of dorsal aspect of ♀ from Makueni, Kenya, Coryndon Museum coll. No. 5110 (left) and of ♂ from Nairobi, Coryndon Museum coll. No. 5551 (right)

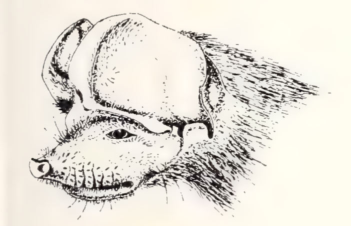
bers of the subgenus *Chaerephon* as defined by him. G. M. ALLEN (1914) listed two bats from El Garef on the Blue Nile as probably representing HEUGLIN's species, but as will be seen below, there are grounds for doubting this identification. G. M. ALLEN (1939) listed *bivittata* as a species of the subgenus *Chaerephon,* but presumably following DE WINTON, included as synonyms two other names of HEUGLIN's, *Dysopes hepaticus* 1864 and *D. talpinus* 1877, whose status will be discussed below. Lastly, one of us, D. L. HARRISON (1961) has listed under this name a number of specimens from various localities in the Kenya highlands in the collection of the former Coryndon Museum (now the National Museum), Nairobi.

Since it appears that there has been some uncertainty in the past with regard to the taxonomic status of *bivittata,* and since there have been no recent accounts of its characters and geographical distribution, we concluded that a careful examination of the syntypes and any other material was long overdue.

Thanks to the cooperation of Dr. A. KLEINSCHMIDT of the Zoology Department of the Staatliches Museum für Naturkunde, Stuttgart, we have been enabled to make a detailed examination of the three spirit specimens from Keren on which HEUGLIN based his new species. The skulls have been removed and cleaned, so that it is now possible to add considerably to the data bearing on the systematic position of the species.

The three specimens may be considered syntypes. DOBSON (1878) referred to his examination of the type, an adult male, but since there are two adult males, and the external measurements of neither agree exactly with those given by DOBSON, and since also none of the specimens bear any indication as type, it seems best not to attempt to select a lectotype but to continue to regard the three as syntypes. Full external measurements were taken of the wet specimens, and on drying out temporarily full notes were taken on colour and pattern. The specimens have been now labelled A, B and C for reference.

The external characters common to the three are: (a) size large for the subgenus *Chaerephon,* forearm 49.5 to 51; (b) conjoined ears; (c) in males very short and inconspicuous interaural tufts; (d) large almost rectangular antitragal lobes and very



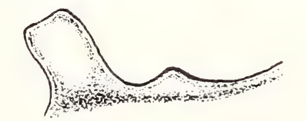




Fig. 3. (left and middle). Lateral view of head of syntype, ♂, specimen B., from Keren, Eritrea, with left tragus; Stuttgart Museum. – *Fig. 4 (right).* Left m³ of syntype, specimen B.

small rectangular tragi, with a distinct small angular projection behind their bases; (e) upper margin of rhinarium corrugated; (f) general colour above dark brown, below with chin almost naked, succeeded by a dark brown throat clearly distinguished from the greyish-brown chest and abdomen, the individual hairs being dark brown with greyish tips; (g) lateral flank band below wing edge dark brown; (h) all wing and tail membranes dark brown. In the important matter of the pattern of white stripes and/or spots, the individual variation requires separate description of each of the three specimens.

Specimen A, adult male. On each side of the crown, parallel to the upper base of the ear, is a faint white line, succeeded closely by a few small white spots. A few

Specimen number and locality	Sex, age.	HB	TL	HF	E	FA	Metacarpal 3, phal. 1, 2, 3.	Metacarpal 4, phal. 1, 2, 3.	Metacarpal 5, phal. 1, 2, 3.	Skull greatest length
A, Keren, syntype	♂ ad.	70	43	12	18.8	50	47, 23, 20, 9.	46, 19, 13, 3	26, 16, 7, 2	20.5
B, Keren, syntype	♂ ad.	66	41	11	19	51	48, 24, 21, 10	46, 18, 13, 3	25, 16, 6, 1	20.3
C, Keren, syntype	♀ ad.	71	41	12.5	17	49.5	47, 22, 18, 10	45, 18, 13, 2	25, 15, 6, 1	19.8
CMC 5111, Makueni	♂ ad.					49				19.9
CMC 5112, Makueni	♀ ad.					51				
CMC 5113, Makueni	♀ ad.					49				19.5
CMC 5114, Makueni	♀ ad.					49.5				19.5
CMC 5110, Makueni	♀ ad.					51				19.7
DLH 1.3197, Nairobi	♀ ad.	53.5	40.5	11.5	16.3	48.7	46, 20, 19, 7.	46, 17, 11, 2.	28, 14, 5, 2.	19.6
DLH 1.2338, Abercorn, N. Rhod.	♂ ad.	74	38	11.3	19	51	51, 22, 20, 9	49, 18, 12, 3.	30, 15, 5, 2	20.5
CMC 5551, Nairobi	♂ ad.					51				
CMC 6298, Mt. Elgon	♂ ad.					46				
CMC 124, Ngong	♀ ad.					46				
CMC 1528, Yala R.	♂ ad.					46				
CMC 5288, Moroto	♂ ad.					50				

small white spots dorsally tending to be grouped towards the flanks rather than the mid-dorsal region. A few very faint white spots on the underside of the shoulder below the anterior angle of the wing.

Specimen B, adult male. On either side of the crown an indefinite white stripe, not sharply defined, about 8 mm. long and 2 mm. wide, each succeeded closely by a group of about six brighter white spots on the side of the neck. A few more small white spots scattered on the back, with a distinct tendency towards an irregular grouping on each flank close to the wing roots. A further grouping of very small white spots just anterior to and below the wing root on the shoulder.

Specimen C, adult female. Pair of crown stripes clearly defined (the hairs are white to the base). No adjoining spots, but small white spots profusely scattered all over back from shoulders posteriorly. Slight spotting below forearm root.

It will be noted that in no case are spots found on the posterior part of the neck

Condylobasal length.	Zygomatic breadth.	Mastoid breadth.	Braincase breadth	Interorbital constriction.	Lachrymal breadth	Braincase depth	Palatal length.	Upper toothrow c—m³	Breadth m³—m³	Specimen number and locality
19.3	12.7	11.6	10.7	4.7	7.3	9.0	8.7	7.7	9.1	A, Keren, syntype
19.5	12.5	11.8	10.3	4.5	7.0	9.2	8.6	7.7	9.0	B, Keren, syntype
18.8	12.0	11.4	10.1	4.4	7.0	9.0	8.5	7.5	8.7	C, Keren, syntype
18.9	12.2	11.1	10.0	4.2	5.8	8.2	8.4	7.7	9.0	CMC 5111, Makueni
	12.2			4.3	5.7		7.7	7.4	8.7	CMC 5112, Makueni
18.4	12.3	11.5	9.7	4.4	6.0		7.6	7.5	8.7	CMC 5113, Makueni
18.2	12.1	11.1	9.9	4.5	6.0		7.7	7.1	8.7	CMC 5114, Makueni
18.6	12.2	11.2	10.4	4.5	6.0		7.9	7.0	8.4	CMC 5110, Makueni
18.2	11.9	11.2	10.3	4.3	6.5		8.0	7.5	8.7	DLH 1.3197, Nairobi
19.4	12.8	11.9	10.5	4.6	7.8		8.2	7.8	9.8	DLH 1.2338, Abercorn, N. Rhod.
										CMC 5551, Nairobi
										CMC 6298, Mt. Elgon
										CMC 124, Ngong
										CMC 1528, Yala R.
										CMC 5288, Moroto

itself, so that there is an interruption between the markings of the crown and/or anterior neck and the markings on the shoulders and/or dorsal region.

In cranial and dental characters the three skulls show great uniformity. They are characterised by a comparatively short rostrum, an elevated frontal region bearing a slight but clearly defined sagittal crest, a well-developed supraoccipital region with strong ridges, prominent lachrymal projections, and palate with small anterior vacuities in the premaxillae. The small upper premolar is in the toothrow clearly separating the larger premolar from the canine, and the upper m^3 has a well developed third commissure. The overall breadth across m^3–m^3 is in each case slightly greater than the $c-m^3$ length. The basisphenoid pits are well marked but rather shallow, with a rather broad median basisphenoid ridge between them. In general features the skull, as well as the teeth, fit quite well the accepted view of the subgenus *Chaerephon,* although the rather open palatal vacuities tend to approach the more open type found in the



Fig. 5. Skull of syntype, specimen B. Dorsal, ventral, lateral with mandible. Scale = cm and mm

typical subgenus *Tadarida,* thus suggesting that perhaps it may eventually be found difficult to maintain separation of the subgenus *Chaerephon* so far as skull characters are concerned.

Measurements. External and cranial measurements of the syntypes and of further specimens are given in the table.

We have been able to examine a further twelve skins and seven skulls of *bivittata* from localities in Kenya, Uganda and Zambia. The most useful group consists of ten skins and five skulls made available to us by the willing cooperation of Mr. John Williams of the National Museum, Nairobi (formerly the Coryndon Museum). Five of these are skins with skulls from Makueni, Kenya (about 1° 50'S, 37° 48'E.), one skin each from Nairobi, Elgon, all in Kenya, and one from Moroto, South Kavirondo, Ngong Hills, Yala River, Mt. Uganda. Two further examples in the private collection of one of us, (D. L. H.), are from Nairobi and Abercorn, Zambia, respectively.

Examination of these specimens confirms the general characters of the species as regards size, general body and membrane colour, and cranial and dental characters, but shows that there is great variation in the spotting pattern. Of the five Makueni skins, all have post-aural stripes or spots developed to some extent, four have flank spots, two have spots below the shoulder, and two have in addition some thoracic spotting. The Nairobi specimen No. 5551 (fig. 1, and 2, right), has on each side of the crown a well developed postaural stripe, succeeded by some spots on the side of the neck, plus a few dorsal and some ventral spots. The Mount Elgon specimen has four nape spots only, the Ngong skin three nape spots only, the Yala River skin two nape spots on one side, three on the other, and a few spots under one shoulder. All the specimens have a generally sombre umber-brown pelage. The two specimens in the collection of D. L. Harrison have a much brighter reddish-brown pelage; the Nairobi specimen has a few postaural spots and a few thoracic, as has also the Zambia specimen. All the skulls available from the series listed above agree closely with the syntype skulls in all essentials.

It will be seen that in one of the most distinctive features (at its maximum development) in this species, the pattern of white spotting, there is very great individual variation. There is no suggestion, on the available evidence, that this variation is linked with sex, age or locality. It should be remembered that Heuglin himself (1861:18) referred to further specimens as almost entirely lacking the crown pattern („bei welchen die Streifen hinter den Ohren fast ganz verwischt sind"). But even when

reduced to a minimum, the pattern is retained to some degree on the crown although obsolete elsewhere. It may incidentally be noted that the occurrence of some degree of haphazard white spotting dorsally in some species of the genus *Tadarida (sensu lato)* is not unknown. For instance, in the British Museum collection there are to be found some scattered small white spots on the shoulders and back in a small proportion of the skins of the following; *Tadarida (Chaerephon) pumila* (including *limbata), T. (Mops) condylura niveiventer,* and *T. (Mops) midas.* In none of these could the spotting be taken for that of *bivittata,* since that always (so far as available material shows) includes a crown component, and within the subgenus *Chaerephon* the species under review may be readily distinguished from other species additionally by its size or skull form or both. *Tadarida (Chaerephon) aloysii-sabaudiae* Festa, recently redescribed in great detail by LANZA and HARRISON (1963), although of approximately similar size, differs widely from *bivittata* in many details of structure and particularly in its long narrow rostrum and interorbital region.

Finally, from such details as are available in HEUGLIN's scanty descriptions of *Dysopes hepaticus* and *D. talpinus* it seems unlikely that either of these names can be synonymised with *bivittata* as G. M. ALLEN allocated them. It also seems that the two bats from El Garef, Blue Nile, listed by G. M. ALLEN (1914) as *Chaerephon bivittatus* Heuglin, are not in fact representatives of that species. Not only the small size (forearms 42 and 44) but the position of the first upper premolars indicate a wide difference from true *bivittata* as here defined.

Acknowledgements

We are much indebted to Dr. A. KLEINSCHMIDT of the Staatliches Museum für Naturkunde in Stuttgart for kindly allowing us to examine the syntypes; also to Mr. JOHN G. WILLIAMS of the National Museum, Nairobi, for his kindness in providing further material, as well as to Mr. T. S. JONES for his help in arranging the loan of the Nairobi material; and to Mrs. PAMELA HARRISON who prepared the photographic plates on our behalf.

Summary

Study of the syntypes and additional material indicates that *Tadarida (Chaerephon) bivittata* Heuglin is a distinct species ranging from Eritrea to Kenya, Uganda, possibly Tanzania (Tanganyika) and to Zambia (Northern Rhodesia). The forearm size range is from 46 to 51, the greatest skull length from 19. 5 to 20. 5.

References

ALLEN, G. M. (1914): Mammals from the Blue Nile Valley. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, **58**, 352–353.

ALLEN, G. M. (1939): A Checklist of African Mammals. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard, **83**, 104.

DE WINTON, W. E. (1901): Notes on Bats of the Genus *Nyctinomus* found in Africa, etc. Ann. Mag. Nat. Hist. (7) **7**, 36–42.

DOBSON, G. E. (1878): Catalogue of the Chiroptera in the Collection of the British Museum, 426.

FITZINGER, L. J. (1870): Kritische Durchsicht der Ordnung der Flatterthiere oder Handflügler (Chiroptera). Sb. Akad. Wiss. Wien. **62**, 18–21.

HARRISON, D. L. (1961): A checklist of the bats (Chiroptera) of Kenya Colony. J. East Afr. Nat. Hist. Soc. **23**, 291.

HEUGLIN, TH. v. (1861): Beiträge zur Fauna der Säugethiere N-O-Afrikas. Nov. Act. Acad. Caes.-Leopold, Halle, **29**, 8, 1–18.

HEUGLIN, TH. v. (1864): Beiträge zur Zoologie Central-Afrikas. Nov. Act. Acad. Caes.-Leopold, Halle, **31**, 7, 14.

HEUGLIN, TH. v. (1877): Reise in Nordost-Afrika. **2**, 27, 28.

LANZA, B., and HARRISON, D. L. (1963): A new description of the type specimen of *Nyctinomus aloysii-sabaudiae* Festa 1907. Zft. Säugetierk. **28**, 102–107, 2 figs.

Matschie, P. (1895): Die Säugethiere Deutsch-Ost-Afrikas, p. 27. Berlin.
Senna, A. (1905): Contributo alla conoscenza dei Chirotteri Eritrei. Arch. Zool. ital. **2**, 302.
Thomas, O. (1913): On a remarkable new free-tailed bat from Bombay. J. Bombay Nat. Hist. Soc. **22**, 90–91.

Authors addresses: R. W. Hayman, Department of Zoology, British Museum (Natural History), London, and Dr. David L. Harrison, Bowerwood House, St. Botolph's Road, Sevenoaks, Kent, England

Die Geburt bei Flughunden der Gattung *Rousettus* Gray (Megachiroptera)[1]

Von E. Kulzer

Aus dem Zoophysiologischen Institut der Universität Tübingen
Direktor: Prof. Dr. F. P. Möhres

Eingang des Ms. 26.2. 1965

Eine zuverlässige Beschreibung über die Geburt einer Fledermaus gibt P. Belon bereits im Jahre 1555. Er berichtet, daß das Muttertier bei der Geburt hängt, daß es das Junge aus den Eihäuten befreit, die Nabelschnur durchbeißt und schließlich die Nachgeburt auffrißt. Seit dieser Zeit wurden über das Fortpflanzungsverhalten der Fledermäuse eine größere Anzahl von Einzelbeobachtungen gemacht, die Wimsatt (1960) und Slijper (1960) in vergleichender Weise zusammenstellten. Nach der Körperhaltung der gebärenden Fledermäuse lassen sich demnach im wesentlichen zwei Typen unterscheiden: 1. Aufrechte oder horizontale Körperhaltung und 2. Geburt in normaler Ruhestellung.

Aufrechte oder horizontale Körperhaltung

Die normale Hängelage wird um 90 oder 180 Grad verändert; die Daumenkrallen dienen zur Verankerung; die Schwanzflughaut wird bauchwärts als Auffangtasche für das ankommende Junge eingeschlagen. Diesen Typ vertritt die heimische Langohr-Fledermaus (*Plecotus auritus*). Eine vollständige Geburt wurde von Eisentraut (1936, 1937) beschrieben. Die Ausdehnung des Uropatagiums während der Geburt wurde auch bei *Nyctalus noctula* (Daniell, 1835) und bei der nordamerikanischen Langohr-Fledermaus *Corynorhinus rafinesquei* (Pearson et al., 1947) beobachtet. In ähnlicher Weise verhalten sich auch andere Arten aus der Familie der *Vespertilionidae* (Engländer, 1952, Mohr, 1933, Orr, 1954, Rollinat und Trouessart, 1896, Roth, 1957, Ryberg, 1947, Sherman, 1930, Wimsatt, 1945, 1960).

Die Geburt in normaler Ruhestellung

Daß die Geburt auch in hängender Stellung erfolgen kann, beobachtete Whitaker (1905) bei einem Abendsegler (*Nyctalus noctula*); über die gleiche Körperhaltung berichten Goguyer und Gruet (1957) bei *Myotis emarginatus*. Bei den folgenden Arten aus anderen Familien vollzog sich die Geburt ebenfalls in normaler Ruhestellung:

[1] Alle Aufnahmen vom Verfasser.

Hipposideros speoris und *Cynopterus sphinx* (Ramakrishna, 1950) *Tadarida brasiliensis* (Sherman, 1937) und *Artibeus planirostris* (Jones, 1946).

Trotz dieser zahlreichen Untersuchungen ist bis jetzt noch kein einheitliches Bild über die Vorgänge der Geburt und über die Frühentwicklung in dieser Säugetierordnung zu gewinnen. Eine Ursache der vielfältigen Beobachtungsergebnisse mag die Tatsache sein, daß die meisten Untersuchungen an frisch gefangenen trächtigen Tieren erfolgten, deren Geburtsverhalten im Käfig nicht normal verlief. Die Aufzucht der Jungen in Gefangenschaft ist auch nur in wenigen Fällen gelungen (Mohr, E., 1932, Ryberg, 1947). Weitere vergleichende Untersuchungen in beiden Unterordnungen — bei Flughunden und bei Fledermäusen — sind nötig, um das noch recht fragmentarische Bild zu vervollständigen.

Während meiner Forschungsaufenthalte in Afrika hatte ich Gelegenheit, Flughunde der artenreichen und weit verbreiteten Gattung *Rousettus* und *Epomophorus* in ihren natürlichen Lebensräumen auch während der Fortpflanzungszeit zu beobachten (Kulzer, 1958, 1959). Eine kleinere Kolonie von *Rosettus aegyptiacus* aus dem Nil-Tal halte ich seit 1955 in Gefangenschaft. Die Tiere pflanzen sich auch im Laboratorium regelmäßig fort. Etwa 50 Junge sind geboren worden; sie wurden zum großen Teil auch von den Muttertieren aufgezogen. In dem Zeitraum von 10 Jahren sind mehrere Generationen unter Gefangenschaftsbedingungen herangewachsen. Es ist das erste Mal, daß die Zucht von Chiropteren in größerem Maße gelingt. Sie bietet — da die Tiere auch sehr zahm werden — einen einmaligen Einblick in das gesamte Fortpflanzungsverhalten. Zum Vergleich ziehe ich Untersuchungen an einem ebenfalls in Gefangenschaft geborenen kleinen Epauletten-Flughund *(Epomophorus anurus)*[2] aus Zentralafrika und einem neugeborenen Indischen Riesenflughund (*Pteropus giganteus*) heran. Bei *Rousettus aegyptiacus* sind die trächtigen Weibchen einige Wochen nach der Begattungszeit deutlich am Leibesumfang zu erkennen; das Junge kann im Mutterleib ertastet werden. Um den Geburtsvorgang in allen Einzelheiten zu erfassen, habe ich bei einem einzeln gehaltenen Muttertier in kurzen Zeitabständen während der Geburt Blitzlichtaufnahmen gemacht.

Der Verlauf der Geburt bei Rousettus aegyptiacus

Nilflughunde bringen in der Regel nur ein Junges zur Welt. Während der fast zehnjährigen Beobachtungsperiode wurden in der Laboratoriums-Kolonie zweimal *Zwillinge* geboren. An einem dieser seltenen Fälle möchte ich den Geburtsverlauf darstellen.



Abb. 1. Beginn der Geburt von *Rousettus aegyptiacus:* Das Muttertier verharrt in Ruhestellung. Die Bauchregion des kopfabwärts hängenden Tieres ist jeweils als Ausschnitt dargestellt. Das Junge gleitet aus der Geburtsöffnung und kippt sofort auf die Bauchseite des Muttertieres.

[2] Für den Fang der Tiere in Afrika danke ich herzlich Herrn Dr. P. Kunkel.

Die Geburt begann um 10.15 Uhr: Das Muttertier hing in *normaler* Ruhestellung an der Käfigrückwand; seine Flügel waren vom Körper abgespreizt. Die Geburtsöffnung weitete sich zunehmend und es erschien der Kopf des Jungen. Während sich das Muttertier völlig *passiv* verhielt, schlüpfte der Kopf nach einigen rotierenden Bewegungen durch die Geburtsöffnung und kippte sogleich abwärts. In wenigen Minuten wand sich das Junge mehr und mehr nach außen; zunächst wurden die Arme, dann die Beine frei. Der Vorgang wurde von dem Muttertier nicht aktiv unterstützt; deutlich waren die Austreibungswehen zu beobachten. Nur noch an der Nabelschnur hängend gelangte das Junge auf die Flügelaußenseite des Weibchens; es versuchte auf die Bauchseite zu klettern. In dieser Situation griff das Muttertier zum ersten Male ein: Es packte das Junge am Fuß und am Kopf und zerrte es mit sanfter Gewalt auf die Bauchseite, wo sich das Junge sogleich an der Zitze festbiß. Nun begann die erste Körperpflege für das Junge. Das Muttertier beleckte fortgesetzt Füße, Bauch, Rücken und Flügel des Neugeborenen, das noch immer fest an der Nabelschnur verankert war.

Abb. 2. Suche nach der mütterlichen Milchquelle a und b. Das Junge sucht, noch an der gestrafften Nabelschnur hängend, auf der Flügelaußenseite des Muttertieres, c. Nach der erfolglosen Handlung spreizt das Muttertier den rechten Flügel und befördert das Neugeborene wieder auf die Bauchseite, d. Das Junge hat die linke Zitze gefunden; das Muttertier breitet sofort seinen Flügel darüber aus.

Um 11.25 setzten erneut starke Wehen ein; die Geburtsöffnung weitete sich und es erschien wiederum ein Kopf, diesmal aber noch von den Embryonalhüllen umschlossen. Die Häute zerrissen nicht als das Junge durch die Geburtsöffnung hindurchgepreßt wurde. Etwa fünf Minuten lang hing die geschlossene Frucht an der Nabelschnur. Das Muttertier beleckte sie ununterbrochen. Nach einigen starken Wehen erfolgte die Nachgeburt des *zweiten* Jungen, das daraufhin etwa 3 cm tief auf den Käfigboden fiel. Es wurde nochmals beleckt, nach einigen Minuten aber nicht mehr beachtet. Um 11.45 beleckte das Muttertier erneut die Geburtsöffnung; kurz darauf trat die Nachgeburt des *ersten* Jungen in den Geburtskanal ein. Jedoch erst um 12.16 packte das Weibchen die Plazenta mit den Zähnen, beförderte sie mit zwei Zerrbewegungen aus der Scheide und begann sofort, das Gewebe zu zerbeißen. Um 12.20 war nur

noch ein erbsengroßes Stückchen aus Bindegewebe übrig, das an der Nabelschnur hängen blieb und eintrocknete. Das Muttertier beleckte nun immer wieder das Junge. Als das Neugeborene sich einmal von der Zitze loslöste, fing es sofort an, mit hellen Zirplauten zu rufen. Es sind Stimmfühlungs-Laute, die bis zum Selbständigwerden der Jungen den Zusammenhalt zwischen Mutter und Kind gewährleisten (KULZER, 1958). Die Dauer der Zwillingsgeburt betrug 127 Minuten.

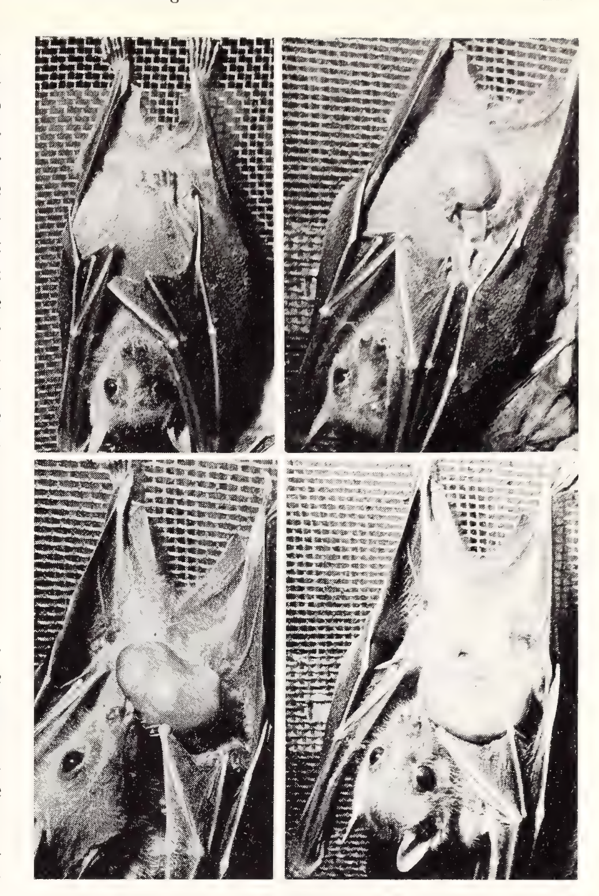


Abb. 3. Die Geburt des zweiten Jungen erfolgte in geschlossener Fruchthülle. a. Aufweitung der Geburtsöffnung (starke Wehen), b. Austritt des Fetus (das erstgeborene Junge hängt noch immer an der Nabelschnur), c. und d. das Neugeborene wird ununterbrochen beleckt, die Fruchthüllen dabei aber nicht aufgerissen. Mit der Nachgeburt wird das Junge abgeworfen.

Der Entwicklungsstand der neugeborenen Flughunde

Wenige Stunden nach der Geburt sind die jungen Flughunde so fest im Fell und an der Zitze des Muttertieres verankert, daß man sie nur mit Gewalt davon entfernen kann. Das Junge wechselt gelegentlich die Zitze, ohne dabei die nadelscharfen Fußkrallen aus dem mütterlichen Fell zu lösen. Das Muttertier kontrolliert den Stellungswechsel und greift notfalls mit seinen Armen unterstützend ein. Die Augen der Neugeborenen sind meist geschlossen. Die Öffnungszeit hängt vom Reifungsgrad ab und ist individuell verschieden. Bei einem Einzeljungen beobachtete ich das Öffnen der Augen schon am ersten Tag, bei einem anderen erst am 9. Lebenstag. Zwillinge entwickeln sich noch wesentlich langsamer als gleichaltrige Einzeljunge.



Abb. 4. Die Nachgeburt des ersten Jungen – a. (links) noch in der Geburtsöffnung steckend; b. (rechts) mit einigen Zerrbewegungen wird sie herausgezogen und anschließend zerkaut.

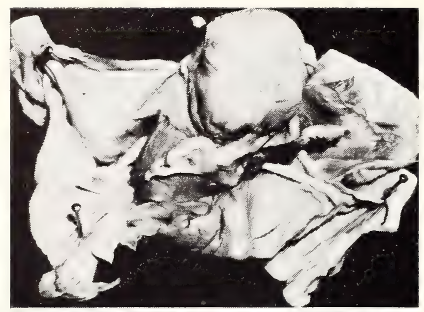




Abb. 5. Entfaltung des Neugeborenen aus der Geburtslage – a. (oben) rechter Flügel und Fuß gestreckt. Die Nabelschnur zieht über den linken Fuß hinweg zur Plazenta (rechts oben), b. (Mitte) Beide Arme gespreizt; Nabelschnur und Plazenta nach links gelegt. c. (unten) Die volle Entfaltung der rechten Hand zeigt die Ausgestaltung der Flugmembran; linke Hand und linker Fuß sind in Geburtsstellung

Die Totgeburt des zweiten Rousettus-Jungen, das noch in den Embryonalhüllen steckte, zeigt in anschaulicher Weise den Entwicklungszustand im Augenblick der Geburt. Da eine größere Zahl von Einzeljungen ganz ähnliche Körpermaße aufweist, ist sicher, daß es sich bei dem Zwillingstier um ein geburtsreifes Junges handelt. Es besitzt eine oval-zylindrische Gestalt; die größte Kopflänge beträgt 25,5 mm. In dem etwas geöffneten Maul erkennt man die spitzen Milchzähne des Klammergebisses. Auf der Ober- und Unterlippe sowie auf dem Nasenrücken stehen lange Haare, vermutlich Tasthaare des noch blinden Neugeborenen. Ein dünner Haarflaum überzieht den Hinterkopf; die Bauchseite ist dagegen völlig nackt. Die Ohren liegen dem Kopf dicht an.

Die beiden Unterarme stehen in der Geburtslage ventral in spitzem Winkel zueinander; darunter ist ein Fuß mit den mächtigen Krallen sichtbar. Durch Auseinanderlegen der Extremitäten werden die Lagebeziehungen klar: Rechter Arm und Fuß liegen eingewinkelt direkt übereinander. Der linke Fuß ist vom linken Flügel völlig bedeckt. Die mehrfach gedrehte Nabelschnur führt über den linken Fuß unter der Flughaut des linken Armes zur Plazenta. Sie ist 31 mm lang.

Streckt man die rechte Hand, so wird die komplizierte Einfaltung des Flügels sichtbar. Die Flughautfläche ist im Vergleich zum erwachsenen Tier noch klein, jedoch schon in allen Details des fertigen Organs ausgeprägt. Besonders auffallend ist die Größe der Daumen und der Füße mit ihren Krallen. Beide sind für das Neugeborene lebenswichtige Klammerorgane.

Eine neugeborene Fledermaus kann über 20 Prozent des Gewichtes vom Muttertier wiegen. Sie wirkt im Verhältnis zu anderen vergleichbaren Säugerjungen außerordentlich groß. Ein Einzeljunges von *Rousettus aegyptiacus* wog am 2. Lebenstag 22,5 g, sein Muttertier 127 g (= 17 Prozent des Gewichtes vom Muttertier). Vom Scheitel bis zur Schwanzspitze war das Junge 59 mm lang. Der größte Durchmesser des noch in der Fruchthülle befindlichen Embryos betrug 43 mm. Die größte Spannweite von neugeborenen Einzeljungen schwankt um einen Mittelwert von 22 cm. Der Vergleich mit neugeborenen Flughunden der Arten *Pteropus giganteus* aus Indien und *Epomophorus anurus* aus Afrika zeigt ähnliche Verhältnisse: Ein 1 Tag alter Indischer Riesenflughund wog 75,3 g, das Muttertier 650 g (= 11 Prozent des Gewichtes vom Muttertier). Der Unterarm des Jungen war 61 mm, der Kopf 43 mm lang; die Spannweite der



Abb. 6. a. (oben). Neugeborener *Pteropus giganteus:* Der Rücken ist im Gegensatz zur Bauchseite dicht behaart. Besonders auffallend sind die beiden Klammerorgane des Jungen: Füße und Daumen. Ähnlich sind die anatomischen Verhältnisse auch bei *Epomophorus anurus* (b. [unten]).

Flügel betrug 39 cm. Die Nabelschnur war 71 mm lang. Auch bei diesem Jungen fallen sofort die übermäßig großen Füße auf. Der junge Epaulettenflughund *(Epomophorus anurus)*, der ebenfalls in Gefangenschaft geboren wurde, konnte nicht aufgezogen werden. Seine Körpermaße sind folgende: Größte Kopflänge 25 mm, Unterarm 24,5 mm, Körperlänge vom Scheitel bis zum Schwanz 47 mm, Spannweite 15 cm. Die Augen des Jungen waren bei der Geburt bereits geöffnet.

Das Verhalten der Neugeborenen ist bei den einzelnen Fledermausfamilien sehr unterschiedlich. Es gibt „*Nestflüchter*" im PORTMANNschen Sinne, z. B. die Laufjungen der Bulldogg-Fledermäuse *(Molossidae)* und echte „*Nesthocker*" oder Tragjunge mit lange anhaltender Mutter-Kind-Beziehung (KULZER, 1958, 1962). Zu den letzteren gehören alle bisher untersuchten Flughundarten. Ihre Brutfürsorge erstreckt sich über einen Zeitraum von mehreren Monaten.

Diskussion und Schluß

Die gute Eingewöhnung der Nil-Flughunde in Gefangenschaft erlaubt erstmals den gesamten Verlauf der Fortpflanzung von der Begattung bis zum Heranwachsen der Jungen genau zu verfolgen. Es ist gelungen, von einer der seltenen Zwillingsgeburten eine Bildserie über den Geburtsvorgang herzustellen. Die Geburt dieser kleinen Flughunde unterscheidet sich in verschiedenen Phasen von der Geburt anderer Fledermäuse. Wie bei dem indischen Flughund *Cynopterus sphinx* (RAMAKRISHNA, 1950) erfolgt bei *Rousettus aegyptiacus* die Geburt in normaler Ruhestellung. Bei verschiedenen Glattnasen-Fledermäusen (*Vespertilionidae*) wurden dagegen besondere Stellungen der gebärenden Tiere beschrieben. Der Sprung der Fruchthülle erfolgt bei *Rousettus aegyptiacus* in der Regel schon im Mutterleib; das zweite Tier der Zwillingsgeburt bildet sicherlich eine

Ausnahme. Von einigen Fledermausarten wird berichtet, daß sie die Fruchthülle bei der Geburt zerreißen (Sherman, 1937).

Bei einer Reihe von Fledermausarten aus der Familie der *Vespertilionidae* erfolgt die Geburt der Jungen meist in Steißlage. Slijper (1960) sieht darin sogar die Regel und bezeichnet Kopflagen bei Fledermäusen als Ausnahmen. Sie kommen jedoch in einigen Familien verhältnismäßig häufig vor. In Kopflage werden die indischen Riesenflughunde (*Pteropus giganteus*), ferner die kleineren Flughunde der Art *Cynopterus sphinx* und die indischen Blattnasen-Fledermäuse (*Hipposideros speoris*) geboren (Ramakrishna, 1950). Auch bei den bisher beobachteten Geburten von *Rousettus aegyptiacus* erschienen die Neugeborenen mit dem Kopf voran in der Geburtsöffnung. Eine Entscheidung darüber, ob die Steißlage bei Fledermäusen die *normale* Körperhaltung während der Geburt ist, kann nach den vorliegenden Einzelbeobachtungen noch nicht getroffen werden.

Der Vergleich der neugeborenen Flughunde aus drei verschiedenen Gattungen zeigt Übereinstimmung in den Körperdimensionen. Besonders auffallend sind bei allen Tieren die überaus großen Füße mit nadelspitzen Krallen und die für alle Megachiropteren kennzeichnenden großen Daumen. Beide Organe sind für das Neugeborene lebenswichtig; sie gewähren einen festen Halt am Muttertier. Unmittelbar nach der Geburt setzt eine vielseitige Brutpflege ein (Kulzer, 1958). Obwohl die Jungen bei der Geburt schon eine erstaunliche Größe aufweisen, werden sie noch wochenlang (bei *Rousettus* bis zu 40 Tagen) von den Weibchen im Fluge mitgetragen. Es sind *„Tragjunge"* im wörtlichsten Sinne. Die Mutter-Kind-Beziehung erstreckt sich auf etwa 70 Tage. Die Brutfürsorge dauert somit wesentlich länger als bei vielen Kleinfledermäusen *(Microchiroptera)*. Ein unerwartet ausgeprägtes Sozialverhalten wird hier bei den Großfledermäusen oder Flughunden *(Megachiroptera)* offenkundig.

Zusammenfassung

Der Verlauf einer seltenen Zwillingsgeburt wird beschrieben: Während sich das Muttertier völlig passiv verhält (Ruhestellung), tritt das erste Junge mit dem Kopf voran durch die Geburtsöffnung; es kippt mit seinem ganzen Körper abwärts und sucht sogleich nach der Zitze. Mit Hilfe der nadelspitzen Fußkrallen ist es in wenigen Minuten fest mit dem Muttertier verbunden. Das Milchgebiß besitzt *Klammerfunktion*; das Junge beißt sich an der Zitze fest. Durch starke Wehen wird die zweite Geburt angekündigt. Das Junge durchtritt in unversehrter Fruchthülle die Geburtsöffnung. Es wird lange beleckt; die Hüllen zerreißen jedoch nicht. Mit der Nachgeburt wird das zweite Junge abgeworfen. In der Regel bringen Flughunde nur ein Junges zur Welt. Neugeborene Flughunde der Arten *Pteropus giganteus, Epomophorus anurus* und *Rousettus aegyptiacus* weisen übereinstimmende Körperdimensionen auf. Trotz ihrer erstaunlichen Größe sind die jungen Flughunde ausgesprochene „Tragjunge" mit lange dauernder Mutter-Kind-Beziehung.

Summary

The parturition of twins in the fruitbat *Rousettus aegyptiacus* is described. Both animals were born head first. The first one participated actively in its own delivery. The amnion was ruptured early before the first fetus appeared. Within a few minutes the animal was firmly connected to its mother by the very sharp and needlelike claws. It attaches itself with its specialized first teeth to the teats of the mother animal. After strong contractions of the uterus the second fetus was borne, completely enclosed in the amnion. The mother animal licked it, but did not rupture the amnion. When the placenta appeared, the second young dropped to the floor. Only then was the placenta of the first birth eaten by the mother animal. Usually Rousettus fruitbats give birth to one young only. Newborn *Pteropus giganteus* and *Epomophorus anurus* have similar anatomical dimensions as *Rousettus aegyptiacus*.

Literatur

Allen, G. M. (1940): Bats, Havard Univers. Press, Cambridge.

Belon, P. (1555): L'histoire de la nature des oyseaux avec leurs descriptions et naifs portraicts retirez du naturel; eserite en sept livres. Paris I (28).

DANIELL, G. (1835): On the habits and economy of two British species of bats (*Vespertilio pipistrellus*, GEOFFR. and *Vespertilio noctula*, SCHREB.), Proc. Zool. Soc. London **2**: 129—132.
EISENTRAUT, M. (1936): Zur Fortpflanzungsbiologie der Fledermäuse, Z. Morph. Ökol. **31**: 27—63.
EISENTRAUT, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse, eine biologische Studie. Schöps, Leipzig.
ENGLÄNDER, H. (1952): Beiträge zur Fortpflanzungsbiologie und Ontogenese der Fledermäuse. Bonner Zool. Beitr. **3**: 221—230.
GOGUYER, G., und GRUET, M. (1957): Observation d'une parturition chez *Myotis emarginatus*. Mammalia **21**: 97—110.
JONES, T. S. (1945): Unusual state of birth of a bat. Nature **156**: 365.
JONES, T. S. (1946): Parturition in a West Indian fruit bat (*Phyllostomidae*). J. Mammal. **27**: 327—330.
KULZER, E. (1958): Untersuchungen über die Biologie von Flughunden der Gattung *Rousettus* GRAY. Z. Morph. Ökol. **47**: 374—402.
KULZER, E. (1959): Fledermäuse aus Ostafrika. Zool. Jahrb. Syst. Ökol. Geogr. **87**: 13—42.
KULZER, E. (1962): Über die Jugendentwicklung der Angola-Bulldogg-Fledermaus *Tadarida (Mops) condylura*. Säugetierkdl. Mittlg. **10**: 116—124.
MOHR, C. E. (1933): Observations on the young of cave-dewelling bats. J. Mammal. **14**: 49—53.
MOHR, E. (1932): Haltung und Aufzucht des Abendseglers (*Nyctalus noctula* Schr.). Der Zool. Garten NF **5**: 106—120.
ORR R. T. (1954): Natural history of the pallid bat, *Antrozous pallidus* (Le Conte). Calif. Acad. Sci. 4th Ser. **28**: 165—246.
PEARSON, O. P., KOFORD, M., und PEARSON, A. K. (1952): Reproduction of the lump-nosed bat (*Corynorhinus rafinesquei*) in California. J. Mammal. **33**: 273—320.
RAMAKRISHNA, P. A. (1950): Parturition in certain Indian bats. J. Mammal. **31**: 274—278.
ROTH, C. E. (1957): Notes on Maternal care in *Myotis lucifugus*. J. Mammal. **38**: 122.
RYBERG, O. (1947): Studies on bats and bat parasites. Svensk Natur, Stockholm.
SHERMAN, H. B. (1930): Birth of the young of *Myotis austroriparius*. J. Mammal. **11**: 495—503.
SHERMAN, H. B. (1937): Breeding habits of the free-tailed bat. J. Mammal. **18**: 176—187.
SLIJPER, E. J, (1960): Die Geburt der Säugetiere. Handb. Zool. 9 (9): 1—108.
WHITAKER, A. (1905): Notes on the breeding habites of bats. Naturalist, London: 325—330.
WIMSATT, W. A. (1945): Notes on the breeding behavior, pregnancy and parturition in some vespertilionid bats of the eastern United States. J. Mammal. **26**: 23—33.
WIMSATT, W. A. (1960): An analysis of parturition in the *Chiroptera*, including new observations on *Myotis l. lucifugus*. J. Mammal. **41**: 183—200.

Anschrift des Verfassers: Dozent Dr. ERWIN KULZER, Zoophysiologisches Institut, Tübingen, Hölderlinstraße 12

A description of two small Asiatic Felines: *Felis (Pardofelis) marmorata* Martin, 1836; *Felis (Prionailurus) planiceps* Vigors & Horsfield, 1827

By JAMES DOLAN

Eingang des Ms. 9. 9. 1964

Considering the number of large zoological gardens distributed throughout the United States, it is of interest to note that comparatively few of the smaller Old World felines have been exhibited in this country. According to the records kept by Sargeant MARVIN JONES, Fort Knox, Kentucky, it would appear that not more than fourteen species have been imported into the United States between the years 1880 and 1964. In a number of instances it must be assumed that some of these cats were misidentified in the various collections. I have in my possession photographs of what was alluded



Fig. 1. Felis (Pardofelis) marmorata, female left, male right, showing the characteristic markings of the species

to as being a Marbled Cat, *Felis (Pardofelis) marmorata* Martin, 1836, exhibited in the New York Zoological Park in 1900. Contrary to the identification made in New York, this animal was actually one of the subspecies of *Felis chaus* Güldenstädt, 1776, as can be seen by its size, short tail, coat pattern and tufted ears. Similarly, a pair of Marbled Cats acquired by the Dallas Zoological Garden in 1961, have proven to be, on the basis of a color slide sent to San Diego for identification, a subspecies of *Felis (Prionailurus) bengalensis* Kerr, 1792. Therefore, it is most likely that the Marbled Cat exhibited in the National Zoological Park, Washington, D. C., in 1910 and a pair in St. Louis in 1937, were the only specimens to have reached North America until the acquisition of a young adult pair by the San Diego Zoological Garden on the 20th of June 1964.

Ranging from Nepal through Sikkim, Assam, Northern Burma, Indo-China, Malaya, Sumatra and Borneo, the Marbled Cat closely approaches a domestic cat in size. In its body proportions it is a great deal smaller than the Clouded Leopard, *Panthera (Neofelis) nebulosa* (Griffith, 1821), with which it has often been confused in this country.

The ground color in *Felis marmorata* ranges from deep grey-brown to ochre-brown as in the San Diego specimens. The forehead is spotted (fig. 1); crown of the head

spotted with two stripes running from the upper eye-lid to the shoulders. On the neck the spots elongate, forming stripes. In the region of the withers there are two short, fairly broad stripes between the shoulder blades, the neck stripes running along the former's inner border. Along the back there is a longitudinal line of spots which, as in our specimens, may form an almost continuous stripe. At the base of the tail this stripe is broken up, forming halo-shaped spots on the hips, that in some instances may unite in longitudinal bands. The long, bushy tail is finely speckled at its base, terminating in a group of darker hairs. Throughout its length the tail is marked by large black blotches. The spots on the upper lip are joined to form short black stripes. Behind the eye there is a well developed stripe, while that below the eye is weakly developed. On the shoulder is a large spot, generously sprinkled within, surrounded by a darker border. From the postscapular region, the neck stripe extends to the hip, the lighter central portion being rather broad and uniting anteriorly with the shoulder markings. On the flanks the large spots, with their heavily speckled central areas, tend to longitudinal bands with the same clouded pattern at the shoulder. The feet are finely sprinkled with black, the legs showing longitudinal rows of black spots. There are two very distinct black dots on the ventral portion of the lips as well as three black throat bands. The chest is marked by numerous black dots (fig. 2), the stomach with rows of black spots. The upper inner portions of both fore and hind limbs are white, while the ventral surface of the tail is of a greyish-yellow coloration in the case of both specimens. The ears are black with a white patch in their center.

Our Marbled Cats were received from Java, where they had been in captivity for some time. Both specimens were, however, taken as young animals on the Island of Sumatra; therefore representing the nominate form, *Felis (Pardofelis) m. marmorata* Martin, 1836, which ranges from Indo-China through Tonkin, Thailand, Malaya, to Sumatra and Borneo. A further subspecies, *Felis (Pardofelis) m. charltoni* Gray, 1846, is native to Nepal, Sikkim, Assam



Fig. 2. Adult male Marbled Cat in the San Diego Zoological Garden



Fig. 3. Adult female Flat-headed Cat, *Felis (Prionailurus) planiceps,* from Borneo

and Northern Burma. Apparently this cat is sparcely distributed over its rather extensive range and there is little or nothing known of its habits in the wild state. BLANDFORD (1888–91) remarks that it is arboreal by nature as does POCOCK (1932) who also states that it is of nocturnal habits. It should be noted here that our male specimen, the female having died on the 27th of June, 1964, has frequently been observed abroad during the day which may indicate it is not quite as nocturnal as it has supposed.

While the acquisition of a pair of Marbled Cats was looked upon as a matter of extreme good fortune, we were further delighted by the offer of a female Flat-headed Cat, *Felis (Prionailurus) planiceps,* Vigors & Horsfield, 1827, (fig. 3) which entered the collection on the 26th of August, 1964. This animal is native to Lower Thailand, Malaya, Sumatra and Borneo, our specimen coming from Borneo. As in the case of the Marbled Cat, almost nothing is known of the habits of *Felis planiceps,* although POCOCK (1932) inferns, due to the long, narrow feet with their large pads, that it is of a terrestrial nature. The Flat-headed Cat has always been rare in confinement, the present specimen being the fourth example exhibited in the United States. Previous specimens were shown in Philadelphia in 1904 and 1930 and Washington, D. C. in 1922.

The Flat-headed Cat is scarcely larger than a Leopard Cat, with a relatively short



Fig. 4. Flat-headed Cat

tail. The general color of the pelage ranges from ochre-yellow to ochre-brown as in the San Diego female. The shoulders, withers, back, and tail are an unpatterned dark ochre-brown, while the sides of the body are likewise unpatterned although of a lighter hue. On the forehead are two blackish-brown longitudinal stripes, with a clear white stripe found above each eye. There are four barely discernible dark stripes on the crown of the head and neck. The outer portions of the legs are ochre-brown, the inner portions, however, showing black spots and horizontal bands. The upper lip is marked by longitudinal black spots, the cheeks and throat by two reddish-brown stripes. The breast and stomach are marked by numerous black spots, the ventral surface of the tail being yellow; upper inner portions of the fore and hind legs grey, ears black with ochre spots.

Since we have so little knowledge of the life histories of either the Marbled or Flat-headed Cat, it is hoped that the specimens of both animals now living in the San Diego Zoological Garden will help to shed some light on the habits of two rare and interesting Asiatic felines.

Literature

Blanford, W. T. (1888—91): The Fauna of British India, Mammalia; Taylor and Francis, London.

Carter, T. D., Hill, J. E., Tate, G. H. H. (1945): Mammals of the Pacific World; Macmillan Co., New York.

Ellerman, J. R., and T. C. S. Morrison-Scott (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals; British Museum, London.

Pocock, R. (1932): The Marbled Cat *(Pardofelis marmorata)* and some other oriental species, with a description of a new Genus of the Felidae; Proc. Zool. Soc. London, 741—766.

Simpson, G. G. (1945): The Principles of Classification and a Classification of Mammals; Bull. Amer. Mus. Nat. Hist., New York **85**, I—XVI, 1—350.

Authors address: Dr. James M. Dolan, Jr., San Diego Zoological Garden, San Diego, California USA

Neue Daten über die geographische Veränderlichkeit und die Entwicklung der Gattung *Mesocricetus* Nehring, 1898 (Glires, Mammalia)

Von Martin Hamar und Maja Schutowa

Eingang des Ms. 16. 1. 1965

Die Vertreter der Gattung *Mesocricetus* Nehring, 1898 gehören zu den wenig studierten Tieren der Familie Cricetidae. Nach den Arbeiten von Nehring (1898, a, b, c) und Miller (1912) erschien lange nichts über die Arten der Gattung *Mesocricetus.*

Argyropulo (1933) machte den ersten Versuch, die Familie Cricetidae zu überprüfen, wobei er die *Mesocricetus*-Gruppe als eine Untergattung mit vier Arten erwähnt:

Mesocricetus newtoni (Nehring, 1898)
Mesocricetus raddei (Nehring, 1894) mit den Unterarten *M. raddei raddei* (Nehring, 1894)
M. raddei nigriculus (Nehring, 1898) und
M. raddei avaricus (Ognew & Heptner, 1927),

Mesocricetus auratus (Waterhouse, 1839) mit den Unterarten *M. auratus auratus* (Waterhouse, 1839), *M. auratus brandti* (Nehring, 1898).

Später wurden alle von Argyropulo aufgezählten Arten von Ellerman and Morrison-Scott (1951) als Unterarten des *Mesocricetus auratus* bezeichnet[1]. Winogradow und Gromow (1952) lassen nur 2 Arten als sicher gelten: *M. auratus* und *M. raddei.* Gromov und Mitarbeiter (1953) erkennen 3 sichere Arten der Gattung *Mesocricetus* an und zwar: *M. auratus, M. raddei* und *M. brandti.*

In den letzten Jahren beschäftigte sich Worontzow (1959) a, b; 1960 a, b; 1963) näher mit der Systematik und der Entwicklung der Familie Cricetidae. Auf Grund von Chromosomenanalysen von Caryotypen und durch Kreuzungsversuche wurde die Validität der Spezies *M. brandti, M. raddei* und *M. auratus* bestätigt.

Die systematische Stellung des *M. newtoni,* welcher in der Dobrudscha (Rumänien) und teilweise in Bulgarien verbreitet ist, sowie die Verbindungen zu den anderen Arten im Rahmen der Gattung *Mesocricetus* blieben unbehandelt.

Calinescu (1931) und Marcheş (1956) stimmen mit Miller (1912) überein, welcher die *M. newtoni* als eine selbständige Art anerkennt. Andere Forscher wie Ausländer und Hellwing (1957), Hamar (1958), Markov (1960), Hamar und Schutowa (1961), Vasiliu (1961), Atanassov und Peschev (1963) erkennen das Schema von Ellerman and Morrison-Scott (1951) an, demzufolge die Gattung *Mesocricetus* monotypisch ist, in welcher die Bevölkerungen der Dobrudscha nur als Unterarten des *M. auratus* angesehen werden.

Dies muß man in erster Linie dem Mangel an Vergleichsmaterialien zuschreiben, da dieses in verschiedenen Museen über ganz Europa verstreut ist, was die Überprüfung dieser Sammlungen lange Zeit hindurch erschwerte. Ein anderer Grund dieser widersprüchlichen Meinungen ist die Tatsache, daß viele Forscher nicht mehr genügend Vertrauen in die verschiedenen morphologischen Merkmale (Farbe, Größe des Tieres usw.) für die taxometrische Differenzierung der einen oder anderen Form aufbringen. Der Zweck dieser Arbeit ist es, auf Grund der in verschiedenen Ländern vorkommenden und von uns studierten Materialien, die systematische Stellung der Bevölkerungen in der Dobrudscha aufzudecken, einige Aspekte, welche die geographische Veränderlichkeit der Spezies von *Mesocricetus* im allgemeinen betreffen, zu klären, einige phylogenetische Verbindungen im Rahmen der Gattung sowie die geographische Verbreitung der bestehenden Arten ans Tageslicht zu bringen.

Wegen Mangels an Material wird erwartet, daß einige Aspekte nur teilweise gelöst werden, insbesondere Probleme, welche *M. auratus* betreffen und daß in Zukunft diese Aspekte eine bessere Lösung erfahren.

Material und Methode

Insgesamt wurden 102 Exemplare von *Mesocricetus* aus folgenden Ortschaften untersucht:

Mesocricetus newtoni: 36 Exemplare der eigenen Sammlung aus der Dobrudscha (Rumänien), 2 Exemplare aus Toschewo (Bulgarien) im Moskauer Zoologischen Museum, 3 Exemplare aus Kolaroffgrad (Bulgarien) in der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldtuniversität Berlin.

Mesocricetus brandti: 17 Exemplare aus Armenien (UdSSR) in der Sammlung des Moskauer Zoologischen Museums sowie in der Sammlung des Zoologischen Museums

[1] Während Ellerman (1941) noch 3 Arten mit 6 Formen anerkennt: *auratus* mit *auratus* und *brandti; raddei* mit *raddei* und *nigriculus;* ferner *newtoni.*

in Leningrad, 4 Exemplare aus Syrien und der Türkei in der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldtuniversität Berlin.

Mesocricetus raddei (raddei und nigriculus): 35 Exemplare aus dem Kaukasus in der Sammlung des Moskauer Zoologischen Museums, in der Sammlung des Zoologischen Museums in Leningrad und in der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldtuniversität Berlin. Wegen Mangels an Material aus dem Becken des Samurflusses, wo die typische Form des *M. raddei* vorkommt, verwenden wir in unserer Arbeit die Bezeichnung *raddei* für die Bevölkerungen des Hunsakplateaus, von wo die *M. raddei avaricus* beschrieben wurde.

Mesocricetus auratus: 5 Exemplare aus Aleppo (Syrien) in der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldtuniversität Berlin.

Bei allen Arten wurden die erwachsenen Exemplare auf die üblichen Kriterien hin geprüft und gemessen und die Daten statistisch überarbeitet. Es wurde eine vergleichende Analyse der Farbe und des Schädels durchgeführt. Zur genetischen Charakterisierung der Populationen in der Dobrudscha wurde eine Bestimmung der Chromosomen und Caryotypen vorgenommen. Die Bestimmung der Chromosomen und des Caryotypus wurde von Dr. P. Raicu und S. Bratosin vom Genetiklabor des Instituts für Biologie der Akademie der Sozialistischen Republik Rumänien, Bukarest, ausgeführt, wofür wir ihnen auf diesem Wege herzlichst danken. Es wurden Versuche unter Laborbedingungen durchgeführt, um einige Hybride zwischen den Formen *M. auratus* und *M. newtoni* zu erhalten. Im ganzen wurden 8 Tiere (4 ♂♂ und 4 ♀♀) jeder Art verwendet, welche in Gefangenschaft gehalten wurden.

Wir möchten folgenden Herren unseren Dank dafür aussprechen, daß sie uns *Mesocricetus*-Sammlungen zur Verfügung stellten, die aus den verschiedensten Museen stammen: Prof. W. G. Heptner, Zoologisches Museum Moskau; Dr. I. M. Gromow, Zoologisches Museum Leningrad; Prof. K. Zimmermann und Dr. G. W. Stein, Zoologisches Museum der Humboldtuniversität Berlin.

Ergebnisse

I. Systematischer Teil

A. Die Färbung und Zeichnung

A. Auf Grund vergleichender Analysen der Fellfärbung wurden unwesentliche Unterschiede verzeichnet, welche im ersten Augenblich ohne Bedeutung schienen, die aber trotzdem eine starke Verbindung mit den morpho-physiologischen Unterschieden haben, so daß sie zur Charakterisierung der einen oder der anderen Art brauchbar sind.

Eine besondere Bedeutung haben unserer Feststellung nach Form und Größe des schwarzen Fleckens auf der Brust, mit Hilfe dessen man im Falle dieser Arten die spezifische Zugehörigkeit der verschiedenen Einzelexemplare charakterisieren kann.

So zeichnet sich *Mesocricetus auratus* durch eine goldgelbe, zu orange neigende Färbung an der Rückenseite aus. Der schwarze Streifen hinter den Ohren ist gebleicht. Der Bauch ist weiß, und der Brustfleck zwischen den Vorderbeinen ist ganz verblichen. Die Länge dieses Fleckes ist im Durchschnitt 20,6—32,0 mm (Abb. 1). Die gesamte Färbung dieser Tiere ist verschieden von der dunkleren Färbung sämtlicher anderer *Mesocricetus*-Arten und ähnelt sehr der Art des *Allocricetulus eversmanni* (Brandt, 1859).

Mesocricetus brandti hat ein dunkleres Fell, wobei der Rückenteil dunkelgrau ist. Der erste und der letzte gelbe Fleck an den Körperseiten sind sehr schwach ausgeprägt. Der Bauch (der ventrale Teil) ist ein verwaschenes Weiß, immer mit einem schwarzen

Fleck auf der Brust zwischen den Vorderfüßen. Die Länge dieses schwarzen Flecks beträgt 29,0 und 34,0 mm (Abb. 1).

Die allgemeine Färbung des *Mesocricetus newtoni* ähnelt der Färbung vom *M. brandti* aus dem Kaukasus. Der Rückenteil dieser Tiere, die in der Dobrudscha vorkommen, ist dunkelgrau. Die seitlichen gelben Flecken sind sehr ausgeprägt und stellen einen Kontrast dar zu dem schwarzen Streifen, der bis zu den Ohren reicht und einen Halbkreis bildet. Auf dem Kopf zwischen den Ohren befindet sich ein schwarzer Fleck.

Der Bauch ist verwaschen weiß, und der schwarze Brustfleck zwischen den vorderen Beinen ist größer als bei den Spezies *M. brandti* und *M. auratus*. Seine Länge beträgt im Durchschnitt 52,0 bis 64,0 mm (Abb. 1). Einige Exemplare aus Bulgarien (Kolaroffgrad) haben eine dunklere Rückenfärbung, jedoch ist der schwarze Fleck auf der Brust genauso groß und ausgeprägt.

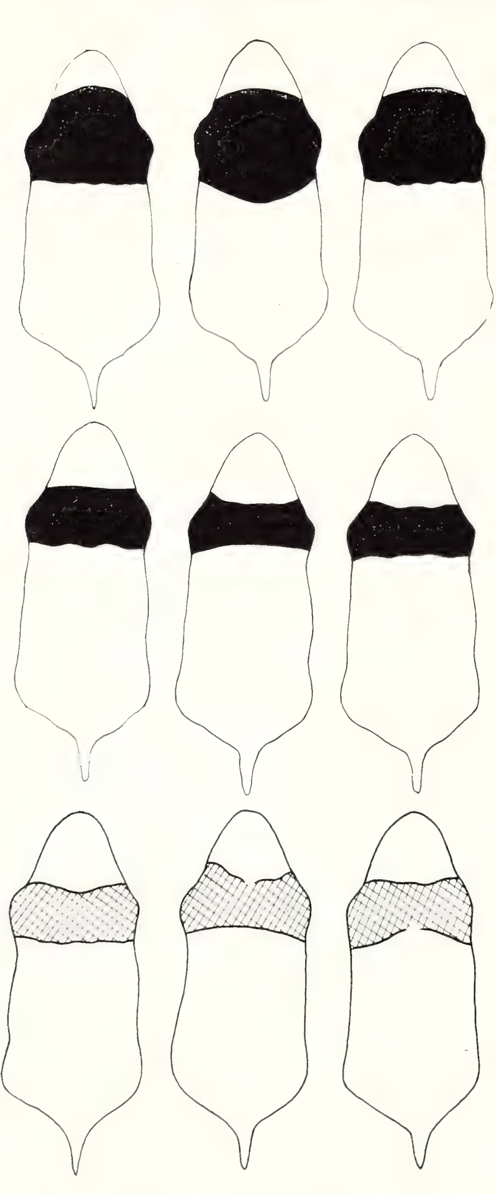


Abb. 1. Färbung des Bauches bei den Arten *M. newtoni*, *M. brandti* und *M. auratus*

Diese Exemplare ähneln der Färbung nach sehr den Exemplaren von *M. brandti* aus Ararat (coll. Satunin).

Die allgemeine Färbung des *M. raddei* aus der Dobrudscha ist viel dunkler als die Färbung von *M. newtoni* und *M. brandti*. An den Seitenteilen zwischen der Rückenfärbung und dem Bauch gibt es eine gelbliche Zone worauf die schwarze oder dunklere Färbung des Bauches folgt. Der Bauch ist im allgemeinen ganz schwarz, mit verwascheneren Zonen im Umkreis dieser Flecken. In allen Fällen, wo der Bauch der Exemplare nicht völlig schwarz ist, kann man einen schwarzen Fleck auf der Brust finden (Abb. 2).

Die Färbung des *M. raddei nigriculus* ist am Rücken dunkelgrau. Der letzte Seitenfleck ist schwach hervorgehoben. Der Bauch ist vollständig schwarz wie beim *Cricetus cricetus*. Bei einigen Exemplaren kann man eine hellere Zone zwischen der Rükkenfärbung und der schwarzen des Bauches finden (Abb. 3).

Im allgemeinen kann man das Zunehmen der schwarzen Färbung von Süden nach Norden feststellen. Der schwarze Brustfleck ist spezifisch für verschiedene Arten, bei den südlicheren ist er kleiner und heller, nördlicher wird er immer größer und vollständig schwarz. Wie auch beim Schädel kann man hier die Konvergenz der Färbung bei verschiedenen Arten aus ähnlichen

Bedingungen im Rahmen der Gattungen *(M. brandti* und *M. newtoni)*, sowie eine konvergente Entwicklung der Färbung im Vergleich zur Färbung des gewöhnlichen Hamsters *(Cricetus cricetus)* bei *M. raddei* und *M. raddei nigriculus* feststellen.

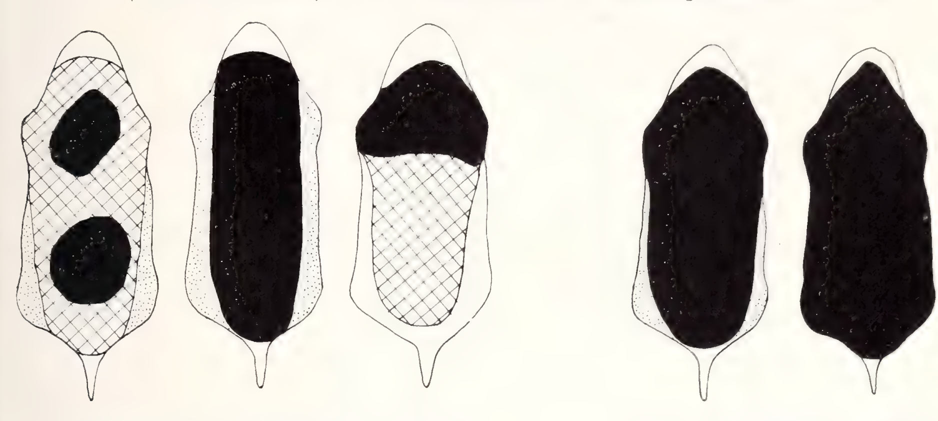


Abb. 2. Färbung des Bauches bei *M. raddei (avaricus)*

Abb. 3. Färbung des Bauches bei *M. raddei (nigriculus)*

B. Die craniometrische Charakterisierung der verschiedenen Mesocricetus-Arten

Die Ergebnisse der craniometrischen Messungen von erwachsenen Exemplaren sind in Tabelle I angeführt, und in den Abb. 4–9 werden die wichtigsten craniometrischen Daten miteinander verglichen.

Aus diesen Daten, selbst wenn sie in einigen Fällen nicht ausreichend sind *(M. auratus)*, geht in erster Linie die große Variabilität dieser Merkmale innerhalb der Gattung *Mesocricetus* hervor.

Den untersuchten Merkmalen nach gruppieren sich *M. raddei* und *M. raddei nigriculus* um die Höchstwerte (Abb. 4–9) und weisen einen signifikanten Unterschied fast in allen Fällen zwischen ihnen und den anderen *Mesocricetus*-Arten auf.

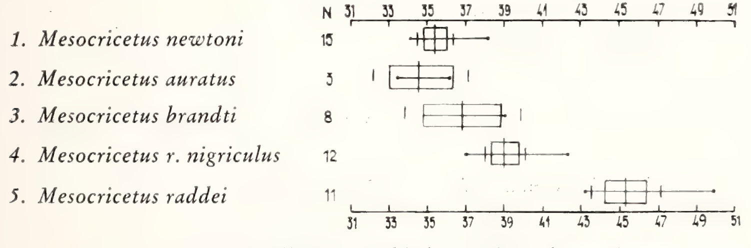


Abb. 4. Condylobasallänge verschiedener *Mesocricetus*-Arten.

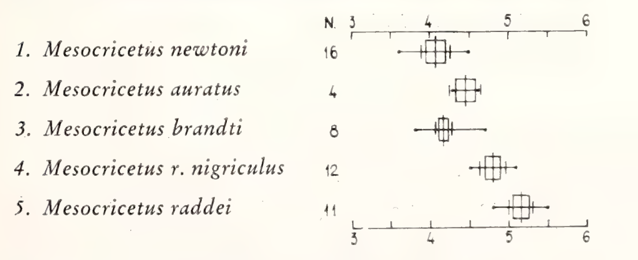


Abb. 5. Interorbitalbreite verschiedener *Mesocricetus*-Arten.

Die Gruppe der transkaukasischen Spezies sowie die der Dobrudscha *(M. brandti, M. auratus* und *M. newtoni)* reiht sich um die tieferen Werte. Signifikante Unterschiede zwischen diesen Arten gibt es bei den untersuchten Merkmalen nur in einigen Fällen.

Im allgemeinen ist die große Variabilität der craniometrischen Merkmale bei allen 3 Arten hervorzuheben, obgleich ihre Werte im allgemeinen angenähert sind.

Kennzeichnende Unterschiede gibt es in allen Fällen zwischen *M. raddei* (des Hunsakplateaus in Dagestan) und dem *M. raddei nigriculus* der ciskaukasischen Steppen.

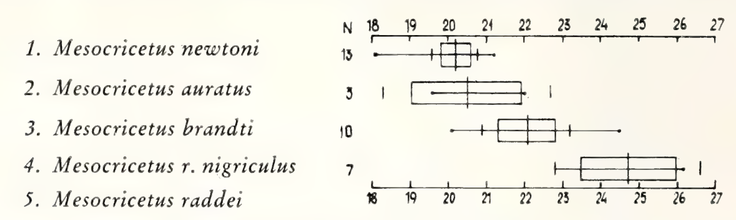


Abb. 6. Länge der oberen Zahnreihe bei den verschiedenen *Mesocricetus*-Arten.

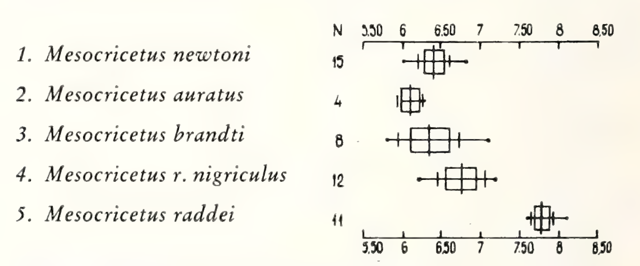


Abb. 7. Jochbogenbreite verschiedener *Mesocricetus*-Arten.

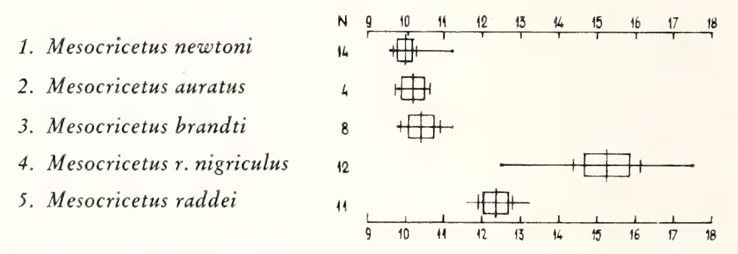


Abb. 8. Höhe des Schädels bei den verschiedenen *Mesocricetus*-Arten.

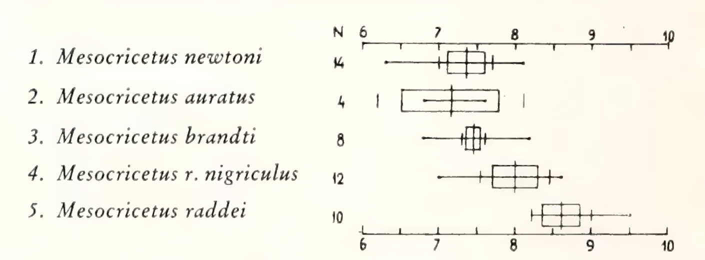


Abb. 9. Länge der Gehörkapsel (bulla tympanica) bei den verschiedenen *Mesocricetus*-Arten.

In diesen Diagrammen (4—9) ist die Variationsbreite eines Merkmals durch eine Waagerechte, der Mittelwert durch eine Senkrechte eingezeichnet. Die beiden Senkrechten zu Seiten des Mittels — in das Rechteck einbezogen — bezeichnen den doppelten Fehler, die kurzen Senkrechten rechts vom Rechteck den dreifachen Fehler. Rechts von der Waagerechten wurde die Individuenzahl eingezeichnet.

C. Die morphologische Charakterisierung des Schädels bei den verschiedenen Mesocricetus-Arten

Der Schädel unterscheidet sich bei allen *Mesocricetus*-Arten vom Schädel des *Cricetus cricetus* dadurch, daß der erstere flacher als der letztere ist. Der Jochbogen (Processus zygomaticus) (Abb. 10) verläuft unter einem kleineren Winkel, als bei *Cricetus cricetus* (Abb. 10). Von diesem Standpunkt aus ähneln die *Mesocricetus*-Arten mehr dem *Cricetulus migratorius* Pallas, 1773 und unterscheiden sich ziemlich klar vom *Allocricetulus eversmanni,* welcher dem *Cricetus cricetus* am ähnlichsten ist.

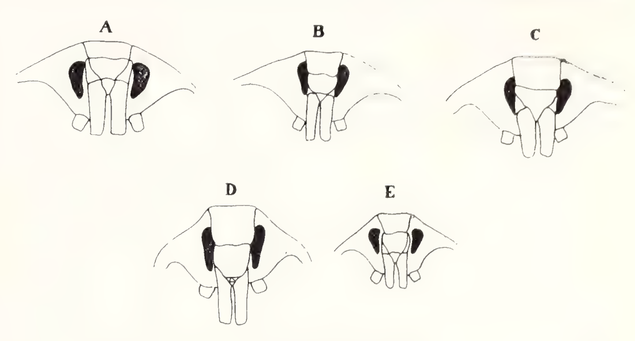


Abb. 10. Form des Schädels und Stellung des Foramen infraorbitale, Vorderansicht, bei A. *M. auratus* — B. *M. newtoni* — C. *M. raddei* — D. *Cricetus cricetus* — E. *Allocricetulus eversmanni.*

Bei allen *Mesocricetus*-Arten nimmt das Foramen infraorbitale eine Mittelstellung ein. Die höchste Stellung ist beim *M. newtoni* und die breiteste Stellung beim *M. auratus* (Abb. 10) zu finden. Wenn diese Stellung ein Kriterium zur Bestimmung des Alters der betreffenden Tiere ist (Worontzow, 1962), so erscheinen nach diesen Merkmalen die *Mesocricetus-Arten* viel primitiver als *Cricetus cricetus.*

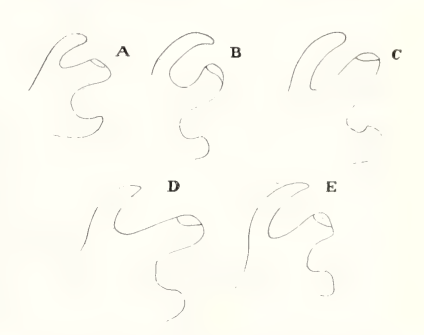


Abb. 11. Form des Hinterendes der Mandibula und Stellung der Artikulationsoberfläche, vom Profil aus gesehen bei A. *M. auratus* — B. *M. newtoni* — C. *M. raddei* — D. *Cricetus cricetus* — E. *Allocricetulus eversmanni.*

Der Processus coronoideus der Mandibula ist bei allen Arten von *Mesocricetus* länger als bei *Cricetus cricetus* (Abb. 11). Der Verbindungsort mit dem Schädel ist im allgemeinen an der oberen Seite des Processus condyloideus angesetzt, aber bei einigen Species, wie zum Beispiel bei *M. newtoni,* bedeckt dieser Raum fast die ganze hintere Oberfläche des Processus condyloideus (Abb. 11 B). So gesehen, erscheinen die *Mesocricetus*-Arten viel spezialisierter für Grünfutter als *Cricetus cricetus.* Das zeigt sich auch durch die Anordnung der Zahnreihen bei diesen Tieren. So bilden bei *Cricetus cricetus* die Zahnreihen mit der Schädelachse einen genügend großen Winkel (Abb. 12 A), während bei den *Mesocricetus*-Arten die Zahnreihen fast parallel mit der Schädelachse verlaufen (Abb. 12 B). Die Stellung der Zähne ist bei *Cricetus cricetus* als Nageapparat viel günstiger.

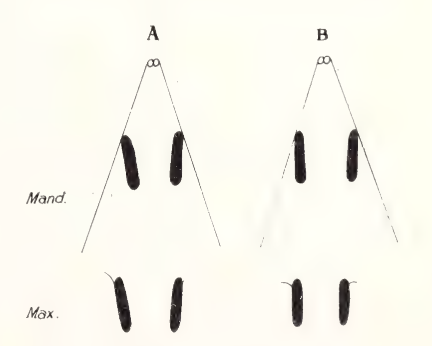


Abb. 12. Stellung der Zahnreihe zur Schädelachse bei A. *Cricetus cricetus* — B. *Mesocricetus* sp.

Die *Mesocricetus*-Arten unterscheiden sich von *Cricetus cricetus* durch die schwächere Entwicklung der Crista cranii. Hierin stehen die Unterarten *M. raddei* (Hunsakplateau) und *M. raddei nigriculus* dem *Cricetus cricetus* am näch-

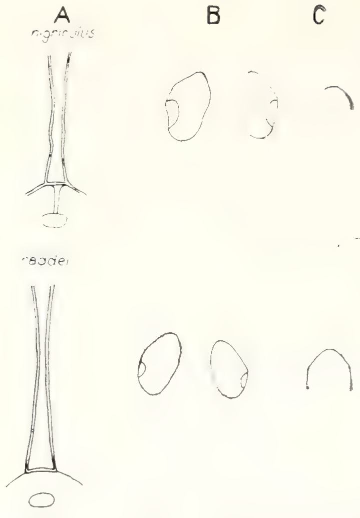


Abb. 13. A. Form und Stellung der Crista cranii bei *M. raddei* und *M. raddei nigriculus* — B. Form und Größe der Gehörkapsel (bulla tympanica) bei *M. raddei* und *M. raddei nigriculus* — C. Form des Gaumenrandes bei *M. raddei* und *M. raddei nigriculus.*

sten. Hier sind die Crista cranii genügend gut bei den erwachsenen Exemplaren entwickelt; sie verlängern sich bis zum os occipitalis, während sie beim *M. raddei* fast vereinigt sind (Abb. 13 A). Alle anderen *Mesocricetus*-Arten haben viel schwächer entwickelte Cristae cranii; sie bilden auf dem os parietale einen trapezoiden Raum bei *M. brandti*, dagegen ein Fünfeck bei *M. auratus* und *M. newtoni* (Abb. 14 A). Hierdurch unterscheiden sie sich durchaus von *M. raddei* und *M. raddei nigriculus*, also den ciskaukasischen Formen.

Der Schädel der verschiedenen *Mesocricetus*-Arten unterscheidet sich auch durch die Größe und Form der Gehörkapsel (Bulla tympanica). Die robustesten Gehörkapseln hat *M. raddei nigriculus*, was sich auch auf die Höhe des Schädels auswirkt, der bei diesen Exemplaren viel größer ist als bei den anderen Arten (Abb. 8, 13 B). Bei *M. newtoni* ist die Gehörkapsel relativ größer als bei *M. brandti* und *M. auratus*. Die Form und Stellung des Foramen auditiva bei den verschiedensten Arten ist desgleichen verschieden, wie auch die Gaumenrandform (Abb. 13 C, 14 C).

D. Anzahl der Chromosomen

Die Tatsache, daß bei den Arten *M. auratus* und *M. brandti* die Caryotypen bekannt sind (Matthey nach Worontzow 1958), gab uns die Möglichkeit, mit Hilfe der zytologischen Analyse der verwandten Art *M. newtoni* die systematische Stellung des Caryotypes auch von diesem Standpunkt aus zu prüfen. Die von Raicu und Bratosin (1966) durchgeführten zytologischen Analysen zeigen uns, daß die Anzahl der somatischen Chromosomen bei den *M. newtoni* 38 beträgt, von welchen 18 Paare submentazentrisch und ein einziges Paar akrozentrisch sind. Diese Ergebnisse bringen also die Differenz zwischen den Chromosomenanzahlen bei allen drei Arten sowie einige Unterschiede in ihren Caryotypen ans Tageslicht.

Die Versuche, Tiere der Arten *M. auratus* und *M. newtoni* unter Laborbedingungen zu kreuzen, sind bis jetzt ergebnislos gewesen. In wenigen Fällen haben sich die Tiere daran gewöhnt, zusammen zu leben, und meistens zeigten die *M. auratus* eine aggressive oder sogar kannibalische Haltung gegenüber *M. newtoni*[2].

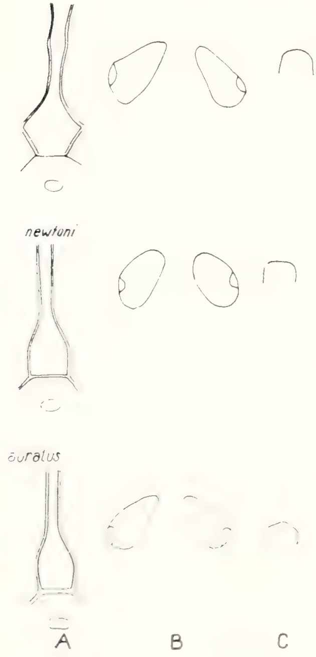


Abb. 14. A. Form und Größe der Crista cranii — B. der Gehörkapsel — C. Form des Gaumenrandes bei *M. brandti*, *M. newtoni* und *M. auratus*

[2] In der Arbeit von Marches, G. (1964, Beiträge zum Studium der Taxonomie, Biologie, Ökologie sowie der Aufzucht in Gefangenschaft des Dobrudscha-Hamsters [*Mesocricetus newtoni* Nehring], ein neues Versuchstier [in Rum.]. Stud. si Cerc. de Igiena si Sanatate publica S. 185—210), welche nach Abschluß dieser Arbeit erschienen ist, wird ebenfalls angegeben, daß der Versuch des Autors *M. auratus* u. *M. newtoni* zu kreuzen erfolglos geblieben ist.

II. Geographische Verbreitung

Die gegenwärtige Verbreitung der *Mesocricetus*-Arten umfaßt die Steppen (an manchen Orten Halbwüsten) der Ebenen und Gebirge Kleinasiens, des Kaukasusgebirges und des unteren Teils der Donautiefebene (Abb. 15).

M. auratus ist laut AHARONI (1932) in Syrien in der Umgebung von Aleppo zu finden. Hier werden die trockensten Biotope der Steppe von ihnen belegt. In der Türkei, in Pakistan, in Palästina, Iran sowie in den transkaukasischen Teilen der UdSSR ist die Art *M. brandti* zu finden, die Gebirgssteppen zwischen 200 und 3000 m bewohnt. Die Tiere meiden allzu trockene oder allzu feuchte Stellen. Einigen Autoren

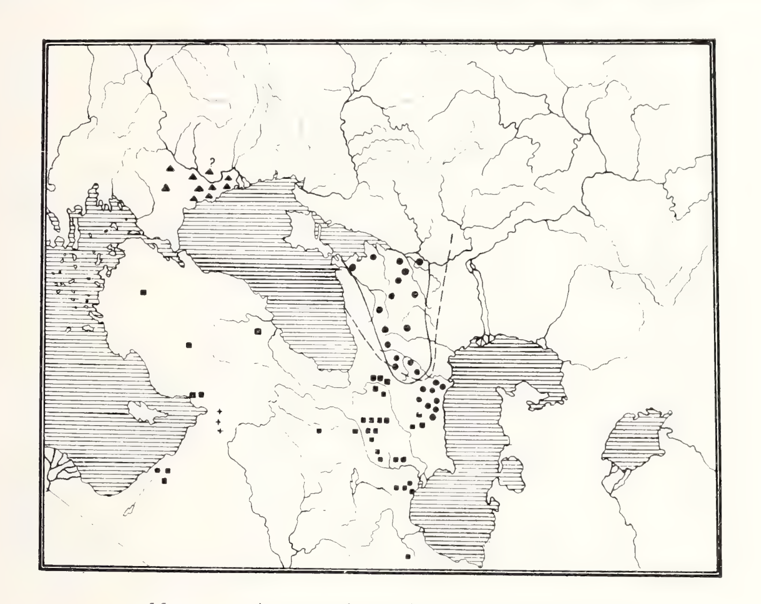


Abb. 15. Verbreitungskarte der *Mesocricetus*-Arten

Verbreitungsareal von *M. raddei nigriculus*
● *M. raddei*
■ *M. brandti*
+ *M. auratus*
▲ *M. newtoni*
Südgrenze von *Cricetus cricetus* im europäischen Teil der UdSSR

zufolge (WORONTZOW 1960a; GROMOW und Mitarbeiter 1963) wurde diese Art auch in Dagestan (Ciskaukasus) im Becken des Sulakflusses gefunden, so daß das Areal dieser Spezies nicht unterbrochen ist. Laut AHARONI (1932) bewohnt diese in der Türkei und in Palästina feuchtere Stellen als *M. auratus* in Syrien, und die Areale beider Spezies überschneiden sich nicht.

M. raddei raddei ist im Flußbecken des Samur verbreitet, während *M. raddei avaricus* in Zentraldagestan an den xerophileren Gebirgssteppen des Hunsakplateaus zu finden sind. (WERESSTSCHAGIN 1959, GROMOW und Mitarbeiter 1963). Die Form *M. raddei nigriculus* bewohnt die trockenen Steppen des Ciskaukasus, und nach allem bisher Bekannten wird das Areal dieser Bevölkerung vom Areal des *M. raddei raddei* unter-

Craniometrische Daten bei erwachsenen

Benennung der Merkmale	*M. newtoni*						*M. auratus*					
	N	min.	max.	M	± m	± σ	N	min.	max.	M	± m	± σ
Condylobasallänge	15	34,10	38,20	35,42	0,30	1,14	3	33,40	36,20	34,56	0,84	1,45
Jochbogenbreite	13	18,10	21,20	20,24	0,20	0,73	4	—	—	—	—	—
Interorbitalbreite	16	3,60	4,50	4,08	0,06	0,23	4	4,30	4,60	4,45	0,07	0,13
Diastema	16	10,10	11,50	10,87	0,10	0,39	4	9,90	11,30	10,75	0,21	0,42
Länge der oberen Zahnreihe	15	6,00	6,80	6,42	0,07	0,28	4	6,00	6,30	6,10	0,07	0,14
Schädelhöhe	14	9,60	11,20	10,02	0,11	0,41	4	9,80	10,60	10,22	0,16	0,33
Länge der bullae ossae	14	6,30	8,10	7,37	0,12	0,44	4	6,80	7,60	7,15	0,33	0,66

brochen (Gromow und Mitarbeiter 1963). Diese Tiere sind vom Meeresspiegel bis zu einer Höhe von 1000 m anzutreffen (Weresstschagin 1959). In den letzten 40 Jahren wurde die Ausbreitung des Areals dieser Formen nach Norden (Lukjanenko 1954; Jakowlew und Kolesnikow, 1954) sowie die Belegung kultivierter Flächen mit dieser Form festgestellt. Das Areal dieser Form überschneidet sich vollständig mit dem südlichsten Teil des *Cricetus-cricetus*-Areals im Kaukasus (Abb. 15).

Das Areal von *M. newtoni* umfaßt die ganze Dobrudscha (Miller 1912; Călinescu 1931; Marches 1956; Ausländer und Hellwing 1957; Hamar und Schutowa 1961) und dehnt sich über die Steppen im Nordosten Bulgariens sowie seltener am rechten Ufer der unteren Donau aus (Markov, 1960) (Abb. 16). Dieses Vorkommen von *M. newtoni* am linken Ufer der Donau (Bărăgan) ist zweifelhaft, obgleich sich in der Sammlung des Zoologischen Museums der Humboldtuniversität Berlin drei von Dr. Biedermann im Jahre 1901 gesammelte Exemplare befinden. Es ist uns nicht gelungen, ein solches Exemplar an diesen Orten zu erbeuten. Auch haben wir im Gewöll von Raubvögeln aus dieser Gegend keine Reste des *M. newtoni* finden können.

Dagegen erreicht hier *Cricetus cricetus* eine beträchtliche Dichte; jedoch in der Dobrudscha ist er nicht zu finden. So überschneiden sich die Areale nur an wenigen Stellen in Bulgarien, während das Areal des *M. newtoni* vollständig isoliert (abge-



Abb. 16. Verbreitungskarte von *M. newtoni* in der Rumänischen Volksrepublik. Die schwarzen Punkte stellen die Orte dar, von denen gesammeltes und untersuchtes Material stammt.

Exemplaren der *Mesocricetus*-Arten

M. brandti						*M. raddei nigriculus*						*M. raddei* (Dagestan)					
N	min.	max.	M	± m	± σ	N	min.	max.	M	± m	± σ	N	min.	max.	M	± m	± σ
8	34,80	39,00	36,86	1,03	2,92	12	37,00	42,20	38,95	0,37	1,29	11	43,10	49,80	45,33	0,59	1,96
3	19,60	22,00	20,54	0,73	1,27	10	20,10	24,50	22,05	0,38	1,20	7	22,80	26,20	24,70	0,64	1,69
8	3,80	4,70	4,18	0,02	0,06	12	4,50	5,10	4,82	0,06	0,21	11	4,80	5,50	5,14	0,05	0,16
8	10,30	12,10	11,20	0,13	0,36	12	10,60	12,60	11,51	0,13	0,48	11	12,30	15,60	13,64	0,24	0,79
8	5,80	7,10	6,36	0,13	0,37	12	6,20	7,20	6,75	0,10	0,36	11	7,60	8,10	7,78	0,05	0,15
8	9,80	11,20	10,40	0,18	0,5	12	12,50	17,10	15,12	0,28	0,98	11	11,60	13,20	12,35	0,16	0,52
8	6,80	8,20	7,45	0,05	0,14	12	7,00	8,60	7,99	0,15	0,52	10	8,20	9,50	8,60	0,13	0,40

trennt) von dem Areal der anderen *Mesocricetus*-Arten ist. Die Vorzugsbiotope dieser Art sind das Brachland, trockene Steppen mit Schotterhügeln, Kulturen von Futtergräsern und insbesondere Luzernekulturen. Im Măcingebirge steigen sie bis zu den höchsten Spitzen (467 m) und sind in den Grasinseln zwischen dem Schotter anzutreffen. Dieses sind neue Biotope, die in den letzten Jahrzehnten als eine Folge der Abholzung von Laubwäldern gegen Ende des vorigen Jahrhunderts, angesiedelt wurden.

Diskussion

Die von uns angegebenen Ergebnisse sowie das Material, das sich auf die Gattung *Mesocricetus* bezieht, gibt einige Ausgangspunkte für die Erklärung des Ursprungs und der Entwicklung dieser Gattung.

Es wird vor allem festgestellt, daß die Gattung *Mesocricetus* auf Grund der morphologischen Differenzierung (Fellfarbe, Form und Größe des Körpers und des Schädels), in einigen Fällen auch durch Unterschiede bezüglich der Biotopwahl und der genetischen Differenzierung, als polytypische Gattung betrachtet werden kann. Im Divergenzprozeß der *Mesocricetus*-Formen spielt die geographische Isolierung eine bedeutende Rolle, sie hat zur morphologischen Differenzierung und anschließend durch Änderung des genetischen Apparates zur genetischen Isolierung geführt.

Bemerkenswert ist, daß die allopatrischen Arten *M. auratus*, *M. brandti* und *M. newtoni*, welche ebenfalls morphologische Unterschiede aufweisen (Fellfarbe, Größe und Form des Schädels) auch bezüglich der Chromosomenanzahl verschieden sind. Gewiß darf den Chromosomenunterschieden kein absoluter Wert zugesprochen werden, wie auch MATTHEY (1964) zeigt; sie tragen jedoch zweifellos zur vollständigeren Charakterisierung der Species bei.

In vorliegendem Fall sind die morphologischen Unterschiede zwischen *M. auratus* und *M. newtoni* eindeutig, ebenso haben die Kreuzungsversuche die genetische Isolierung bewiesen, so daß die Populationen aus der Dobrudscha nicht als Unterart von *M. auratus* aus Syrien betrachtet werden können.

Die Arten *M. brandti* und *M. newtoni* dürfen unserer Meinung nach trotz der geringen morphologischen Unterschiede nicht als identisch gelten. Die kleinen morphologischen Unterschiede, welche an ihnen festgestellt wurden, haben dennoch permanenten Charakter, die Chromosomenanzahl ist ebenfalls verschieden. Die Möglichkeit ihrer Kreuzung wurde allerdings noch von niemandem versucht. Leider haben wir keine Daten über den Caryotypus sowie die Chromosomenanzahl der Unterarten *M. raddei* und *M. raddei nigriculus*.

Hier ist allerdings die morphologische Differenzierung, wie WORONTZOW (1960, a, b) feststellte, fortgeschrittener. Die von uns erbrachten Resultate zeigen die wesentlichen morphologischen Unterschiede dieser Arten gegenüber den anderen Spezies von *Mesocricetus.* Das Vorhandensein einer sehr verschiedenen Färbung bei den Exemplaren des Hunsakplateaus ist nicht einwandfrei (Abb. 2). Man kann auf Grund dieser Färbung die Möglichkeit von Kreuzung zwischen *M. brandti* und *M. raddei (avaricus)* annehmen. Trotzdem entfernen sich auf Grund dieser Unterschiede *M. raddei nigriculus* und *M. raddei* in genügendem Maße von den anderen Arten, und durch eine Anzahl von Zügen nähern sie sich dem *Cricetus cricetus.* Desgleichen gibt es wesentliche Unterschiede zwischen *M. raddei (avaricus)* und *M. raddei nigriculus.* Auf Grund dieser Unterschiede und dadurch, daß die Areale dieser Formen schon im Pleistozän getrennt wurden (WERESSTSCHAGIN 1959), kann man annehmen, daß *M. nigriculus* und *M. raddei* vom genetischen Standpunkt aus als gute Arten isoliert werden könnten. Die systematische Stellung der Tiere im Samurbecken, die im Grunde genommen der typischen Form des *M. raddei* angehören, ist nicht klar. Auf jeden Fall sind die morphologischen Unterschiede zwischen den Arten (oder Unterarten) der *M. raddei* und den anderen *Mesocricetus*-Arten so bedeutend, daß man auf Grund dieser die Gruppe *raddei* zum Rang der Unterart erheben kann.

Angesichts dieser Daten stellt man sich die Frage nach dem gemeinsamen Ursprung dieser beiden Artengruppen. Nach der klassischen Hypothese ist der Ursprung der *Mesocricetus*-Arten in Kleinasien zu suchen, von wo aus sie sich vom Süden nach dem Norden und dem Westen verbreiteten.

Paläontologische Reste von *Mesocricetus* sind noch aus dem mittleren und jüngeren Paläolitikum in Palästina (PICARD 1937), im Kaukasus, aus dem Pleistozän auf der Halbinsel Apscheron (WERESSTSCHAGIN 1959) sowie aus dem Pleistozän der Dobrudscha (M. DUMITRESCU und Mitarbeiter 1963) bekannt, wo *Mesocricetus* im Gottweig'schen Zwischenstadium schon die vorherrschende Form unter den Cricetidae war. Alle diese Daten stützen die Vermutung über die Verbreitung der Arten *M. auratus, M. brandti* und *M. newtoni.* Sie konnte nicht nur von Süden aus stattfinden und auch nicht früher als im oberen Pliozän, nachdem sich die Gewässer zurückgezogen hatten und das Festland Dobrudscha sich mit Kleinasien (ONCESCU 1963) vereinigte, eine Tatsache, welche durch das Fehlen von *Mesocricetus* in der Ukraine (GROMOW, 1961) bestätigt wird.

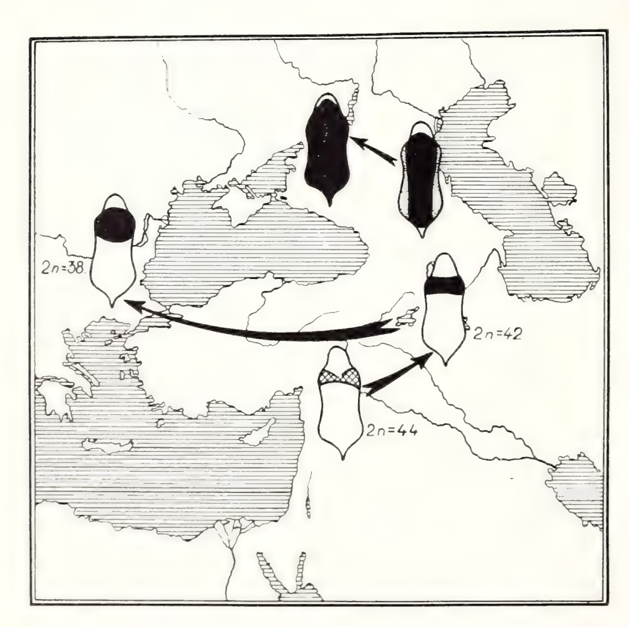


Abb. 17. Versuch eines Schemas zur Verbreitung und Bildung der *Mesocricetus*-Arten

Die Bildung der Spezies im Pleistozän wurde durch die Verringerung der Chromosomenanzahl sowie durch die Bildung der genetischen Isolierung hervorgerufen (Abb. 17). Durch die Bestimmung der Caryotypen und durch Kreuzungen bleibt noch zu klären, ob der Ursprung und die Bildung der

Spezies der Gruppe *raddei* eine unmittelbare Fortsetzung der Artenbildung im Süden ist.

Vorläufig kann man zwei Hypothesen aufstellen. Im ersten Fall setzt man voraus, daß diese Arten die Vertreter der genetischen Linie aus Kleinasien sind, woher sie im oberen Pliozän vordrangen. Später aber wurden die Areale durch den Einfluß der Eiszeit im Pliozän getrennt, so daß diese Populationen vollständig von dem transkaukasischen getrennt blieben (WERESSTSCHAGIN, 1959). Diese isolierten Populationen entwickelten sich zu großen Formen mit einigen konvergenten Merkmalen gegenüber dem *Cricetus cricetus*, welche hier zur Bildung eines sekundären Ursprungs- und Bildungszentrums sowie zur Bildung der *raddei*-Arten führte.

Im anderen Falle kann man annehmen, daß die Arten der Gruppe *raddei* einen eigenen Vorfahren hatten, aus welchem sich im Pliozän die heutige Art gebildet hat, und daß in diesem Falle sich hier später ein starkes Bildungszentrum befand.

Diese Probleme können aber nur mit sehr viel Sorgfalt und nur auf Grund von genetischen Analysen dieser Formen geklärt werden. Nach Ansicht einiger Autoren (z. B. WORONTZOW, 1960 b) kann man den verringerten Entwicklungsrhythmus dieser Formen sogar als Rückschritt bezeichnen. Uns erscheint es im Falle der Gattung *Mesocricetus* jedoch verfrüht, von biologischem Rückschritt zu sprechen. Solange man bei einigen Formen die Erweiterung des Areals und genügend große Schwankungen feststellen kann, ist es schwer, einen biologischen Fortschritt zu leugnen.

Im Falle der Gattung *Mesocricetus*, selbst wenn der Entwicklungsrhythmus gesenkt sein sollte, gibt es doch bei einigen Formen ein biologisches Potenzial, das allerdings bedeutend von antropischen Faktoren, besonders der Agrotechnik und den Weiden gehemmt wird.

Zusammenfassung

Auf Grund der morphologischen, craniometrischen und genetischen Unterschiede wird vorgeschlagen, *M. newtoni* als gültige Art zu betrachten. Die große Variabilität der Arten der Gattung *Mesocricetus* wird hervorgehoben.

Nach allen studierten Merkmalen (Farbe, morphologische Eigenheiten des Schädels sowie craniometrische Messungen) sind wesentliche Unterschiede erkennbar zwischen der Gruppe der transkaukasischen Arten *(M. auratus, M. brandti* und *M. newtoni)* einerseits und der Gruppe der ciskaukasischen Arten *M. raddei* mit *M. raddei (avaricus)* und *M. nigriculus* andererseits. Auf Grund dieser Unterschiede könnte die Gruppe der *raddei* eine neue Untergruppe im Rahmen der Gattung *Mesocricetus* bilden.

Es wird angenommen, daß diese zwei Artengruppen verschiedenen Ursprung haben, oder, wenn sie denselben Vorfahren haben sollten, daß die Gruppe der Art *raddei* sich noch im Pleistozän von den anderen Formen absonderte und ein sekundäres Bildungszentrum gebildet hat, aus dem sich später die heutigen Formen entwickelt haben, welche konvergent zu *Cricetus cricetus L.* sind.

Im Falle der südlichen Arten *(M. auratus, M. brandti, M. newtoni)* wird die Bedeutung des Wechsels im genetischen Mechanismus und in der genetischen Isolierung unterstrichen.

Es wird gezeigt, daß das Eindringen des *M. newtoni* auf das Festland der Dobrudscha nicht vor dem oberen Pliozän stattfinden konnte, als sich die Gewässer von hier zurückzogen. Der Entwicklungsrhythmus der Gattung *Mesocricetus* ist verlangsamt, was in erster Linie auf antropische Faktoren zurückgeführt werden muß.

Summary

Based on the morphological, craniometrical and genetical differences, the authors propose to consider *M. newtoni* as a valid species. Stress is laid on the high variability of species within the genus *Mesocricetus*.

According to all characters studied (colour, morphologic, particularities of the skull, craniometric measurements), it is noted that there are essential differences, on the one hand between the group of Transcaucasian species *(M. auratus, M. brandti, M. newtoni)*, and the group of Ciscaucasian species *(M. raddei)* and, on the other hand, between *M. raddei (avaricus)* and *M. nigriculus*. On the basis of these differences, the group of *raddei* species could constitute a new subgenus within the genus *Mesocricetus*.

It is suggested that these two groups of species have a different origin, or, if they have the same ancestors, then the group of *raddei* species isolated itself from the other forms already in the Pleistocene and formed a secondary formation centre from which, subsequently, the present forms converging to *Cricetus cricetus* L. developed.

As concerns the Southern species *(M. auratus, M. brandti, M. newtoni)*, stress is laid on the importance of modification of the genetic mechanism and of the genetic isolation in their formation.

It is demonstrated that the penetration of *M. newtoni* on the dry land Dobrudja could not occur before the upper Pliocene, when water retired from this region.

The rythm of evolution of the genus *Mesocricetus*, even if bessened, is caused in the first place by antropic factors.

Literatur

Aharoni, B., 1932: Die Muriden von Palästina und Syrien. Z. Säugetierkunde. **7**, S. 166–240.

Argyropulo, A. I., 1933: Die Gattungen und Arten der Hamster (Cricetidae, Murray, 1800) der Paläarktik. Z. Säugetierkunde. **8**, S. 130–149.

Atanassov, N., und Peschev, S., 1963: Die Säugetiere Bulgariens. Säugetierkundl. Mitt. **13**, S. 101–112.

Ausländer, D., et Hellwing, S., 1957: Observations ecologiques sur les petits Mammifères des ecrans forestiers de protection, de "Valul Traian" references speciales concernant leur dynamique. Trav. du Mus. D "Hist. Nat. Gr. Antipa", **1**, S. 111–139.

Calinescu, R., 1931: Mamiferele Romîniei. Bucureşti, S. 34.

Dumitrescu, M., Samson, P., Terzea, E., Radulescu, C., et Ghica, M., 1963: Peştera "La Adam., statiune Pleistocenă. Lucrarile Institututlui de Speologie "Emil Racovita" 1–2, S. 329–384.

Ellerman, J. R., 1941: The families and genera of living rodents, vol. II. London, S. 441–444.

Ellerman, J. R., and Morrison-Scott, T. C. S., 1951: Checklist of Palearctic and Indian Mammals. London, S. 450–453.

Gromow, I. M., 1961: Iskopajemye werchnetschetwertischnäe grysume predgornovo Kryma. (Fossile Nagetiere des oberen Quaternärs der Bergzonen der Krim [russ.]). Tr. Komissi po Isutschi. Tschtwert. Perioda, **17**, S. 109–124.

Gromow, I. M., und Mitarbeiter, 1963: Mlekopitajuschtschie Fauna S. S. S. R. (Die Säugetiere der Fauna der UdSSR [russ.]). **1**, S. 497–503, Moskau—Leningrad.

Hamar, M., 1958: Fauna i raspredelenie grysunow Rumynskoj Narodnoj Respubliki (Die Nagetiere und ihre Verbreitung in der RVR. [russ.]). Nautschn. Dokl. Wysschej Sk. (Biol. Nauki) **4**, S. 50–56.

Hamar, M., et Schutowa, M., 1961: K voprosu o sistematike i ekologie maloasiatskowo Homjaka w Rumynij (Über Systematik und Ökologie der Hamster Kleinasiens in der RVR. [russ.]). I-oje Wsesojuzn. Sowesstsch. po Mlekopit. **3**, S. 140, Moskau.

Jakowlew, M. G., et Kolessnikow, I. M., 1954: Nekotoryje dannyje po rassprosstraneniju i ekologij predkakavkasskowo homjaka w Rostowskoj oblasti (Einiges über die Verbreitung und Ökologie Ciskaukasischer Hamster in der Region Rostow. [russ]). Zool. Jurnal, **33**, S. 693–700.

Lukjanenko, A. A., 1954: Ob ismenenii ssewernoij granitze arealal tschernowatowo homjaka *(Mesocricetus raddei nigriculus* 1898). (Über die Veränderung der nördlichen Grenze des Verbreitungsareals von *Mesocricetus raddei nigriculus*, Nehr. 1898 [russ.]). Zool. Jurnal, **33**, S. 218–220.

Marches, G., 1950: Despre cîteva rozătoare din ţara noastră. Ocrotirea Naturii, **2**, S. 65–90, Bucureşti.

Markov, G., 1960: Beitrag zur Untersuchung der Hamster (Cricetinae) in Bulgarien. Isw. Zool. Inst., **9**, Sofia, S. 294–303.

Matthey, R., 1964: Evolution chromosomique et spetiation chez les *Mus* du sousgenre *Leggada* Gray, 1837. Experientia, XX, 12, S. 657–712.

Miller, G. S., 1912: Catalogue of the Mammals of Western Europe. London, S. 608.

Nehring, A., 1898 a: Die Gruppe der *Mesocricetus*arten. Arch. f. Naturgesch., S. 373–392.

Nehring, A., 1898: Über *Cricetus newtoni*, n. sp. aus Ostbulgarien. Zool. Anz., **21**, S. 329–332.

Nehring, A., 1898: Über *Cricetus, Cricetulus* und *Mesocricetus* n. subg. Zool. Anz., **21**, S. 493–495.

Oncescu, N., 1960: Geologia. In "Monografia geografică a R.P.R." **1**, Bukarest, S. 105–147.

Picard, I., 1937: Interferences on the problem of the Pleistocene climate of Palestina and Syria drawn from Flora, Fauna and Stratigraphy. Proc. Prehist. Soc. N. S. **3** (1), S. 58–70.

Raicu, P., et Bratosin, S., 1966: Le Caryotype chez la *Mesocricetus newtoni* Nehring (1898). Z. Säugetierkunde **31**, 251–255, 4 figs.

Vasiliu, G. D., 1961: Verzeichnis der Säugetiere Rumäniens. Säugetierkd. Mitt., **3**, S. 56–68.

WERESSTSCHAGIN, N. K., 1959: Mlekopitajusstschie Kawkaza (Die Säugetiere des Kaukasus [russ.]). Leningrad, Moskau, S. 303–305.
WINOGRADOW, B. S., et GROMOW, I. M., 1952: Grysune Faune SSSR. (Die Nagetierfauna der UdSSR [russ.]). Moskau–Leningrad, S. 202–205.
WORONTZOW, N. N., 1958: Snatschenije isutschenija chromosomnych naborov dlja ssisstematiki Mlekopitajuschtschih (Die Bedeutung der Chromosomenforschung für die Systematik der Säugetiere [russ.]). Bul. M. O. I. P. (otd. biol.), **63**, S. 14–18.
WORONTZOW, N. N., 1959: Sistema homjakow (Cricetinae) mirovoj faune i ich filogenetitscheskije sswjazi (Über das System der Hamster (Cricetinae) der Weltfauna und ihre phylogenetischen Beziehungen [russ.]). Bul. M. O. I. P., (otd. biol.), **64**, S. 134–137.
WORONTZOW, N. N., 1959: Geografitscheskoje rassprostranenije homjakow (Cricetinae) i nekotoryje woprose zoogeografij nowowo ssweta (Geographische Verbreitung der Hamster [Cricetinae] und einige Fragen der Zoogeographie der Neuen Welt [russ.]). Bul. M. O. I. P., (otd. biol.), **64**, 137–139.
WORONTZOW, N. N., 1960: Wide homjakow Palearktiki (Cricetinae-Rodentia) in statu nascendi. (Die Paläarktischen Hamsterarten [Cricetinae-Rodentia] in statu nascendi [russ.]). Dokl. A. N. S. S. S. R., **132**, S. 1448–1451.
WORONTZOW, N. N., 1960: Tempe ewoljutzij homjakow (Cricetinae) i nekotorye faktore opredeljajuschtschie ejio skorosst (Der Entwicklungsrhythmus der Hamster [Cricetinae] und einige Faktoren, die seine Geschwindigkeit beeinflussen [russ.]). Dokl. A. N. S. S. S. R., **133**, S. 980–983.
WORONTZOW, N. N., 1965: O mechanisme schewatelnyh dwishenij u gysunew i ewoljutzij tscheljustnowo apparata i tscherepa u homjakoobraznyh (Cricetidae). (Über den Mechanismus der Kaubewegungen bei Nagetieren und die Entwicklung des Unterkiefers und Kopfes bei Cricetinae [russ.]). Tr. M. O. I. P. (ser. biol.), **10**, S. 75–104.

Anschrift der Verfasser: Dr. MARTIN HAMAR und MAJA SCHUTOWA, Central Research Institute for Agriculture, Laboratory of Mammalia, 61, Bul. Marasti, Bucharest, Rumänien

Le Caryotype chez le *Mesocricetus newtoni* (Nehring, 1898)

Par P. RAICU et S. BRATOSIN

Eingang des Ms. 16. 1. 1965

Introduction

Mesocricetus newtoni Nehr., qui vit dans notre pays dans la Dobrudja, a été décrit comme espèce en 1898 par NEHRING sous la dénomination suscitée. Plus tard, dans toutes les recherches parues, le *Mesocricetus newtoni* apparaît comme une sous espèce du *Mesocricetus auratus* Waterh.

En ce qui concerne le nombre des chromosomes, les recherches de R. MATTHEY (1952) ont démontré que le *Mesocricetus auratus* possède $2n = 44$, ce qui a été confirmé par d'autres recherches ultérieures aussi. Une autre espèce du même genre, à savoir le *Mesocricetus brandti* Nehr., a été identifié toujours par R. MATTHEY, qui en a constaté la formule $2n = 42$. Quant au nombre des chromosomes chez le *Mesocricetus newtoni* on n'a pas effectué de recherches jusqu'à présent.

Des études portant sur le genre *Mesocricetus* ont été entreprises chez nous par M. HAMAR (1964), qui nous a offert le matériel nécessaire pour la présente étude cytologique.

Matériel et méthode

Nos recherches cytologiques ont été effectuées sur trois exemplaires (deux mâles et une femelle) de *Mesocricetus newtoni* Nehr., mis à notre disposition par le laboratoire d'écologie et de lutte contre les rongeurs de l'Institut Central des Recherches Agricoles (chef du laboratoire M. HAMAR).

Les animaux ont été injectés intrapéritonéalement avec une solution de colchicine à 0,06 %, 5 γ pour 1 gramme de corps vivant et les animaux ont été sacrifiés eprès deux heures. Des cellules hématopoïetiques extraites des animaux sacrifiés ont été traitées pendant 45 minutes au citrate de sodium à 1,12 % à 37° C, après quoi la préparation de moelle a été centrifugée pendant 10 minutes à 1000 tours par minute. Après avoir éliminé le surnageant, le matériel a été fixé à l'alcool acétique 3:1 pendant une heure à 0° C. Puis on l'a centrifugé de nouveau pendant 10 minutes, avec la même fréquence des tours, on a éliminé le surnageant et ajouté une nouvelle quantité de fixateur. Le matériel a été étalé sur des porte-objets et coloré pendant deux heures à la solution de Giemsa à 10 %.

Résultats et discussions

Nos recherches effectuées sur un nombre de 180 cellules en division, se trouvant en metaphase, ont démontré que le *Mesocricetus newtoni* Nehr. possède $2n = 38$, et l'on n'a pas observé de variations quant à ce nombre. L'étude du caryotype, dont nous présentons deux photographies pour chaque sexe, ainsi que l'image des cellules originales qui ont servi de base à l'étude, montre que: les paires de chromosomes métacentriques sont en nombre de 7, les paires de chromosomes submétacentriques sont en nombre de 10 et les chromosomes acrocentriques ne sont représentés que par une seule paire à dimensions très petites.

Les chromosomes sexuels n'ont pas pu être identifiés avec une précision absolue à cause de la saison qui n'a pas permis d'étudier la méiose chez les mâles. Malgré cela, il fut possible d'identifier les chromosomes sexuels, à l'aide du caryotype de la femelle chez laquelle on a constamment observé la présence d'une paire de grands chromosomes submétacentriques (XX), tandis que chez le mâle il n'y avait qu'un seul chromosome de ce genre (X) et un chromosome submétacentrique plus petit (Y). Le chromosome Y



Fig. 1a (gauche). Divisions diploides chez une femelle de *Mesocricetus newtoni* — *Fig. 1b (droite).* Caryotipes de la figure 1 a.

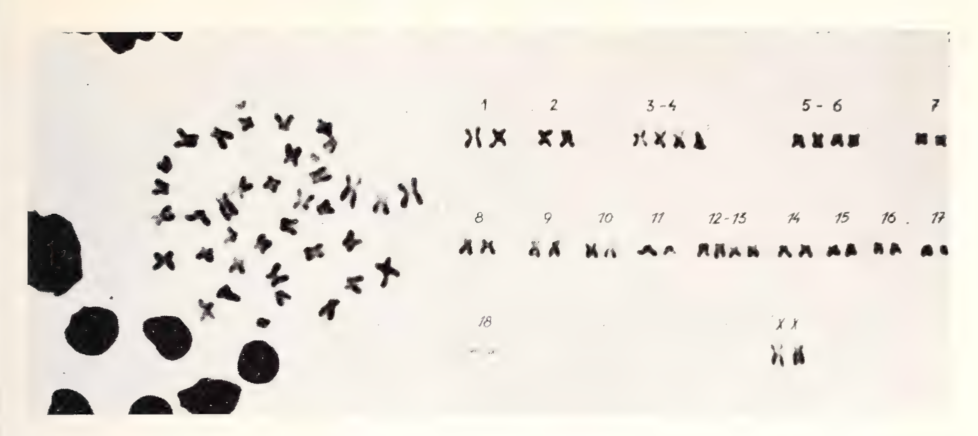


Fig. 2 a (gauche). Divisions diploides chez une femelle de *Mesocricetus newtoni* — *Fig. 2 b (droite).* Caryotipes de la figure 2 a.

étant très semblable à la paire de chromosomes submétacentriques 15 et 16, il est possible qu'ils soient confondus les uns avec les autres.

L'analyse comparative du caryotype du *Mesocricetus auratus* Waterh. (R. Matthey, 1952; S. Ohno et C. Weiler, 1961; J. M. Lehmann, I. Macpherson et P. S. Moorhead, 1963) et l'analyse du caryotype du *Mesocricetus newtoni* Nehr., constitué par nous, démontre en premier lieu que le *M. newtoni* possède trois paires de chromosomes de moins que le *M. auratus.* De l'étude de la morphologie des chromosomes il ressort que le *M. auratus* possède 5 paires de chromosomes acrocentriques (4 grandes paires et 1 paire plus petite), tandis que le *M. newtoni* n'est pourvu que d'une seule petite paire. Evidemment, on en peut conclure que l'évolution du caryotype s'est produite par la disparition des trois paires de grands chromosomes acrocentriques qui font défaut chez le *M. newtoni.*

Partant du fait que dans la littérature il existe quelques données qui démontrent que le *M. auratus* (2 n = 44) est une espèce poliploïde (Sachs, 1952; Darlington, 1953), on peut émettre l'hypothèse que les deux autres espèces, *M. brandti* (2 n = 42) et *M. newtoni* (2 n = 38) proviennent du *M. auratus* à la suite d'un phénomène d'aneuploïdie secondaire. Le processus de transformation du caryotype du *M. auratus* en *M. newtoni* a pu se dérouler comme suit: 2 paires de chromosomes acrocentriques se sont réunis en donnant naissance à une paire de chromosomes métacentriques ou submétacentriques et deux autres paires des chromosomes acrocentriques ont disparu.

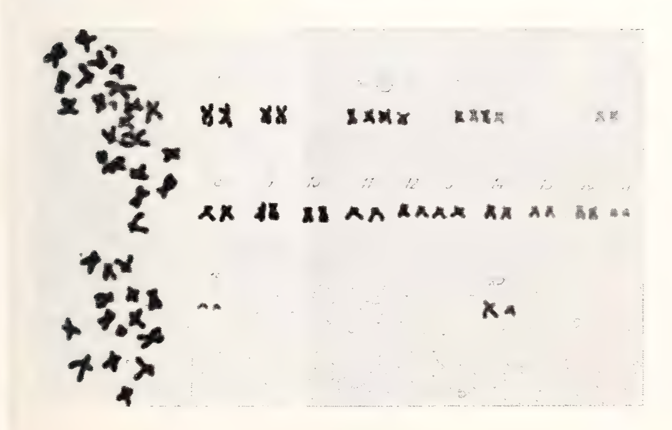


Fig. 3 a (gauche). Divisions diploides chez une male de *M. newtoni* — *Fig. 3 b (droite)* Caryotipes de la figure 3 a.

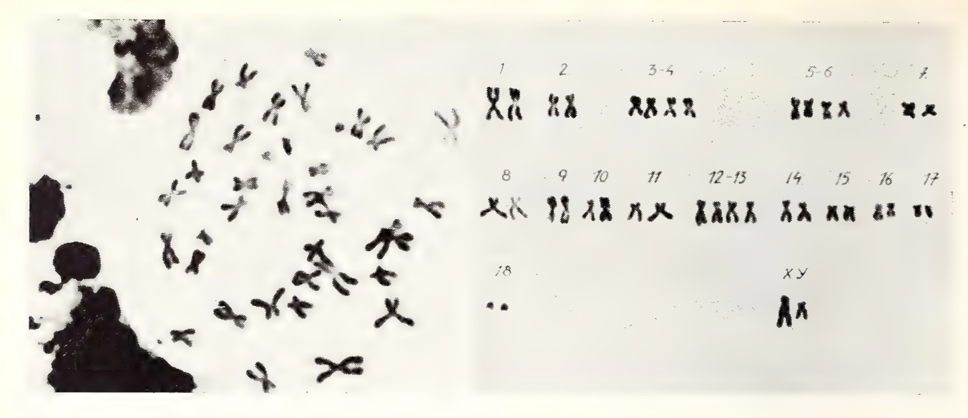


Fig. 4 a (gauche). Divisions diploides chez une male de *M. newtoni* — *Fig. 4 b (droite).* Caryotipes de la figure 4 a.

Cette hypothèse relativement à l'évolution du caryotype corespond partiellement aux données de la literature de spécialité (R. Matthey, 1964).

Les recherches de M. Hamar et M. Schutova (1964) ont demontré que les animaux de *M. newtoni* ont une autre coloration de la peau, une autre taille et forme du crâne, comparatif aux animaux de l'éspece *M. auratus.* Egalement, les experiences de G. Marches (1964) ont demontré l'imposibilité de hybridisation entre les deux éspeces. Donc, on peut conclure que toutes les données prouvent que *M. newtoni* est une éspèce tout à fait different de *M. auratus.*

Conclusions

Nos recherches permettent de conclure que le *Mesocricetus newtoni* Nehr., possédant 2 n = 38 et un caryotype différent du *M. auratus* Waterh. (2 n = 44) ne peut être considéré la sous-espèce de ce dernier. Tenant compte du fait que le *M. newtoni* possède une répartition géographique différente du *M. auratus,* le premier doit être considéré comme une espèce valable.

Zusammenfassung

Unsere Untersuchungen erlauben den Schluß, daß *Mesocricetus newtoni* Nehr., der 2 n = 38 und damit einen von *M. auratus* Waterh. (2 n = 44) verschiedenen Kariotyp besitzt, nicht als Subspecies des letzteren angesehen werden kann. Hinzu kommt die Tatsache, daß *M. newtoni* eine von *M. auratus* verschiedene geographische Verbreitung hat, so daß man *newtoni* als valide Species ansehen muß.

Bibliographie

Darlington, C. D., 1953: Polyploidy in animals. Nature, 171.

Hamar, M., u. Schutowa, M., 1965: Neue Daten über die geographische Veränderlichkeit und die Entwicklung der Gattung *Mesocricetus* Nehring, 1898 (Glires, Mammalia). Z. Säugetierkunde.

Lehman, J. M., Macpherson, I., and Morhead, P. S., 1963: Karyotype of the Syrian hamster. J. Nat. Cancer. Inst. p. 31.

Marches, G., 1964: Contributions à l'étude taxonomique, biologique, écologique et de la croissance en captivité du hamster de Dobroudjea *(Mesocricetus newtoni* Nehring). Studii si cercetari de igiena si sanatate publica, Bucuresti.

Matthey, R., 1964: Evolution chromosomique et speciation chez les *Mus* du sous-genre *Leggada* Gray. Experientia, vol. XX.

Matthey, R., 1957: Les chromosomes de *Mesocricetus auratus* Waterh. Rev. Suisse de ZOOL., 59, 2.

MATTHEY, R., 1954: Nouvelles donnés sur les formules chromosomique des Muridae. Experientia, **10**, 2.
OHNO, S., and WELLER, C., 1961: Six chromosomes behavior pattern in germ and somatic cells of *Mesocricetus auratus*. Chromosoma, p. 6.
SACHS, L., 1952: Polyploid evolution and mammalian chromosomes. Heredity, p. 6.
VORONTZOV, N. N., 1958: Znacenie izucenia kromosomnih naborov dlia sistematiki mlekopitaiuscih (Die Bedeutung der Chromosomenforschung für die Systematik der Säugetiere [russ.]). Bul. M. O. I. P. ser. Biol., LXIII, 2.
VORONTZOV, N. N., 1960: Vidi homiakov palearktiki (Cricetinae-Rodentia) in statu nascendi. Dokl. A. N. SSSR., **132**, 6. (Die paläarktischen Hamsterarten in statu nascendi [russ.]).

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. PETRE RAICU und S. BRATOSIN, Universitatea Bucureşti, Facultatea de Biologie, Laboratorul de Genetică, Aleea Portocalilor 1—3, Bucarest, Rumänien

Ein Rundohr-Elefant *(Loxodonta cyclotis* Mtsch.) im Berliner Zoo[1]

Von WOLFGANG GEWALT

Aus dem Zoologischen Garten Berlin — Direktor: Dr. H.-G. Klös

Eingang des Ms. 12. 3. 1966

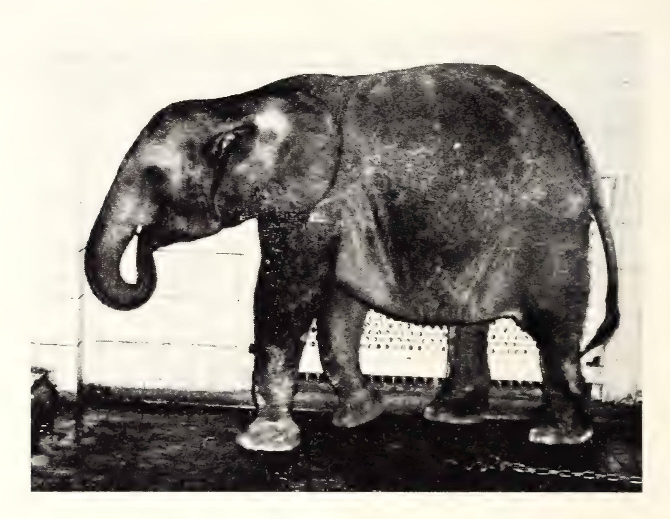
Ist der Afrikanische Elefant in unseren Tiergärten ohnehin weniger regelmäßig vertreten als der Indische, so gilt dies noch besonders für den schwächeren, rundohrigen sog. Waldelefanten. — Dem in gewisser Weise extremsten Glied der Rundohr-Gruppe, dem „Zwergelefanten" *Loxodonta c. pumilio* Noack, hat POHLE (1926) schon in Bd. 1 dieser Zeitschrift einen Beitrag gewidmet.

Obwohl die Fragen artlicher oder auch nur unterartlicher Eigenständigkeit noch keineswegs entschieden sind — MOHR (1958) hat erst neuerdings wieder hervorgehoben, daß es „anscheinend alle Übergänge (von den rundohrigen Urwaldelefanten zum spitzohrigen Steppenelefanten *Loxodonta africana* Blbch.) in bezug auf Größe und Gestalt gibt" — besteht doch gegenüber ausgeprägten Vertretern beider Typen nie ein Zweifel, um was es sich handelt.

Der Berliner Zoologische Garten erhielt sein Exemplar (Jambo II) am 22. 9. 1960 über die Tierhandelsfirma Ruhe, Hannover. Das — weibliche — Tier soll aus dem nördlichen Kongogebiet, Nähe Sudangrenze stammen, jedoch — wie mir Koll. DITTRICH freundlicherweise mitteilte — nicht über die bekannte Zähmungsstation Gangala Na Bodio bezogen worden sein. Will man der bei KRUMBIEGEL (1943) wiedergegebenen Einteilung folgen, welche vier Unterarten des Rundohr-Elefanten unterscheidet *(L. c. cyclotis* Mtsch. = „Kamerun-Elefant"; *L. c. pumilio* Noack = „Westafrikan. Zwergelefant"; *L. c. cottoni* Lyd. = „Zentralafrikan. Rundohrelefant"; *L. c. fransseni* Schout. = „Zentralafrikan. Zwergelefant"), würde unser Tier der vom Uelle und Rutshuru beschriebenen Subspecies *L. c. cottoni* entsprechen.

[1] Dem Andenken unseres Elefantenpflegers GÜNTHER LENZ, † 6. August 1963

Als Geburtsdatum von Jambo II wird 1955 angenommen. Die Rückenhöhe — am höchsten Punkt in der Hüftregion gemessen — betrug im Ankunftsjahr 1960 = 174 cm, im Jahre 1966 = 214 cm. Ein Stoßzahn war beim Transport abgebrochen, der andere in einer Länge von etwa 9 cm sichtbar. Entsprechend den Vorstellungen von der besonderen Sprödigkeit des Waldelefanten-Elfenbeins gingen im Laufe der Jahre immer



Junger Rundohr-Elefant im Berliner Zoo
(Aufnahme: Dr. W. Gewalt)

wieder größere Stoßzahnstücke verloren, doch sind z. Z. zwei etwa 15 bis 22 cm weit sichtbare, ca. 4,8 cm starke Stümpfe vorhanden, die trotz der geringen Länge die typische, steile Senkrechtstellung erkennen lassen. Hinten sind drei, vorn fünf Zehennägel ausgebildet, von denen die jeweils außen liegenden ± rudimentär erscheinen. In der Gestalt der Rüssel-Greifspitzen findet sich keine Besonderheit. Über die Ohrform, die verhältnismäßig bedeutende Stärke des Schwanzes sowie die sonstigen Körperproportionen gibt die Abbildung Aufschluß.

Literatur

Krumbiegel, I. (1943): Der Afrikanische Elefant. Leipzig.

Mohr, E. (1958): Säugetiere (Sammlg. Naturkundl. Tafeln, Taf. 130). Hamburg.

Pfeffer, P. (1960): Sur la validité de formes naines de l'Elefant d'Afrique. Mammalia **24**, 556—576.

Pohle, H. (1926): Notizen über afrikanische Elefanten Z. Säugetierkunde, Bd. 1, 58—64, 1 Abb.

Anschrift des Verfassers: Dr. W. Gewalt, Tierpark Duisburg

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT
FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · HEFT 4
August 1966





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdruck: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 76,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 15,80 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 31 (1966), H. 4, S. 257—336

Über das Wachstum verschiedener Haushundrassen

Von Gisela Weise[1]

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität zu Kiel
Direktor: Prof. Dr. sc. nat. Dr. med. h. c. Wolf Herre

Eingang des Ms. 10. 7. 1964

I. Einleitung

Ziel dieser Studie ist es, zum Wissen über die Phaenogenese der Körpergestalt von Haushunden beizutragen. Haushunde unterscheiden sich von ihrer Stammart, dem Wolf, oft recht bemerkenswert in der Körpergröße und höchst vielfältig in der Proportionierung der Einzelabschnitte des Körpers. Haushundrassen und Schläge innerhalb der Rassen (über die Begriffe vgl. Herre, 1961) werden nach solchen Eigenarten gekennzeichnet. Aus dieser Tatsache ist abzuleiten, daß hier erblich gesteuerte Besonderheiten vorliegen. Soweit bekannt ist, handelt es sich um polygen bedingte Eigenschaften (Stockard, 1941), deren genetische Analyse bislang unbefriedigend blieb (Burns, 1952). Die zur Kenzeichnung von Haushunden gegenüber dem Wolf und von Gruppen innerhalb der Haushunde benutzten Merkmale sind das Ergebnis von Wachstumsvorgängen, die sich an den einzelnen Körperabschnitten nicht gleichmäßig, sondern mit unterschiedlicher Schnelligkeit vollziehen und von verschieden langer Dauer sind. Bei der Phaenogenese der zur Kennzeichnung benutzten Merkmale können also Intensität und Dauer von grundsätzlich ähnlichen Wachstumsvorgängen beeinflußt sein. Daher ist eine Analyse der Wachstumserscheinungen zum Verständnis der charakteristischen Körpermaße und der Körperproportionen von Bedeutung. Es ist gleichzeitig eine wichtige Vorarbeit für eine genetische Analyse. Der Versuch, zu einem Verständnis der endgültigen Gestalt zu gelangen, sei es in allometrischer oder genetischer Betrachtungsweise, wirft Fragen nach dem Ablauf und der Korrelation der Wachstumsprozesse im Körper auf. Langjährige Messungen, die im Institut für Haustierkunde der Universität Kiel an Wildcaniden und Haushunden durchgeführt werden, bieten ein umfangreiches Material für die Klärung dieser Zusammenhänge. Die Auswertung der mir zur Verfügung gestellten Daten einiger Haushundrassen führte zu folgenden Teilfragen:

1. Hält das Wachstum jener Einzelteile, welche die Körpergestalt entscheidend bestimmen, bei „Riesen“ und „Zwergen“[2] gleich lange an, und ist es bei den „Zwergen“ nur weniger intensiv, oder wird der „Zwerg“ dadurch bewirkt, daß sein Wachstum eher beendet ist?
2. Verläuft das Wachstum der einzelnen Teile mit wechselnder Intensität oder läßt es sich durch eine regelmäßige Kurve darstellen?
3. Wachsen alle Körperabschnitte gleich lange, oder zeichnen sich die Einzelteile durch eine spezifische Wachstumsdauer aus? Welche Teile sind dann am schnellsten „fertig“ und welche zeigen das längste Wachstum? Wann ist also die endgültige Körperproportionierung erreicht?
4. Lassen die Wachstumsabläufe bei den verschiedenen Rassen eigene oder allgemeine Gesetzmäßigkeiten erkennen?

[1] Frau Dr. Erna Mohr zum 70. Geburtstag.

[2] Definiert auf Grund der individuellen Körperlänge jeweils nur innerhalb einer Gruppe.

II. Material

Durch die Beschreibung von Wachstumsvorgängen bei Junghunden verschiedener Rassen wird versucht, Antworten auf die gestellten Fragen zu finden, soweit es im Rahmen des gegebenen Zahlenmaterials möglich ist. Das dieser Arbeit zugrunde liegende Material ist in den Jahren 1950 bis 1952 von Dr. A. und Dr. G. Nobis im Institut für Haustierkunde gesammelt worden. Unterlagen für phaenogenetische Studien meiner Zielsetzung zu gewinnen, ist schwierig, weil sie die Aufzucht von Junghunden reiner Rassen über mehrere Monate voraussetzen. Da der Erwerb vieler rassereiner Elterntiere die Mittel des Institutes überstieg, mußte die entgegenkommende Hilfsbereitschaft von Züchtern angenommen werden, selbst wenn damit Auflagen auf zeitliche Begrenzungen verknüpft waren. Umfangreicheres Material liegt vom Pudel vor, dessen ausführlichere Auswertung von anderer Seite weitergeführt wird. Von mir wurden nur einige

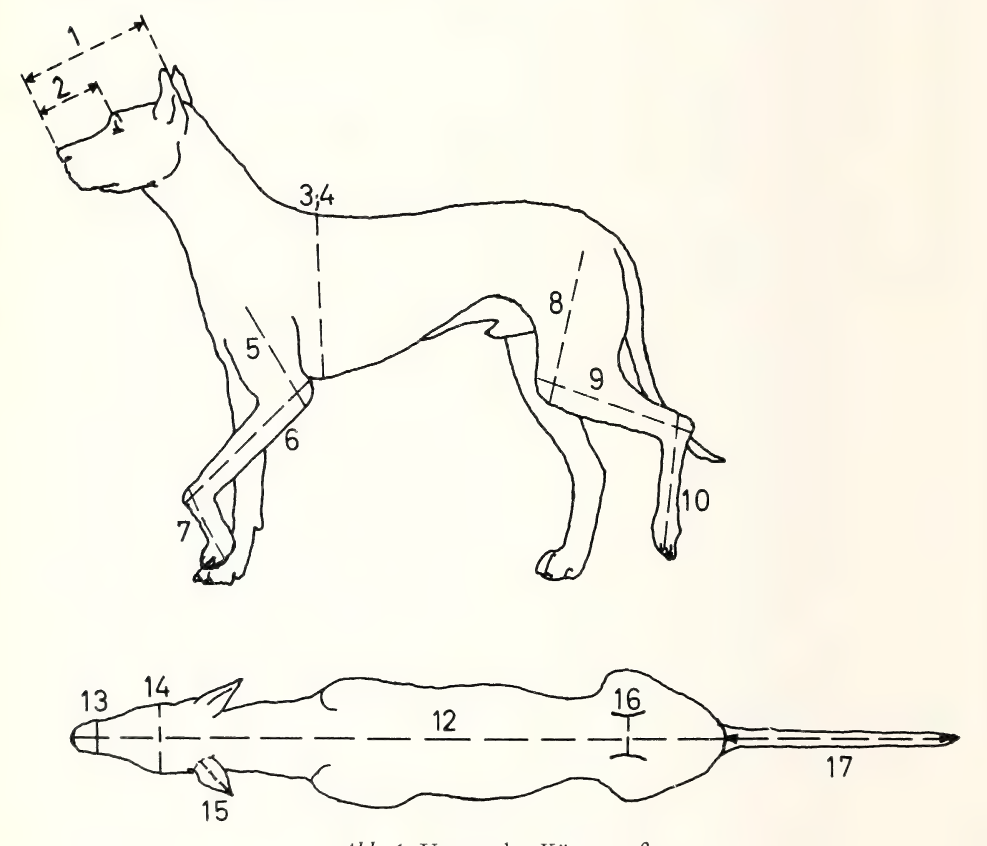


Abb. 1. Untersuchte Körpermaße

1. Kopflänge
2. Schnauzenlänge
3. Brusttiefe
4. Brustumfang
5. Oberarm
6. Unterarm
7. Metacarpalia + Phalangen
8. Oberschenkel
9. Unterschenkel
10. Metatarsalia + Phalangen
11. Brustlänge
12. Körperlänge
13. Schnauzenbreite
14. Kopfbreite
15. Ohrenlänge
16. Kreuzbreite
17. Schwanzlänge

Würfe ausgewertet. Die Pudel züchtete Professor HERRE im Zwinger „von Orplid“ mit weiblichem Ausgangsmaterial, welches vom Hauptzuchtwart des Deutschen Pudel-Klubs seinerzeit als wertvoll empfohlen worden war. Als männliche Zuchttiere wurden nach jeweiliger Beratung durch die Zuchtwarte nur besonders gut bewertete, preisgekrönte Tiere verwendet. Daher können die Tiere des Zwingers „von Orplid“ als durchaus repräsentativ für die guten Zuchtlinien der deutschen Kleinpudel bezeichnet werden.

Bei der Auswertung der Meßreihen mußte in Kauf genommen werden, daß wegen technischer Schwierigkeiten die verschiedenen Hunde nicht regelmäßig von der Geburt bis zum Ende ihres Wachstums gemessen worden sind, die Meßreihen also nur lückenhaft vorliegen. Dennoch hat sich der Versuch einer Auswertung als lohnend erwiesen, weil mit Hilfe einer Darstellung der Daten durch Kurven eine generelle Übersicht möglich wurde. Für detaillierte Aussagen wären in den meisten Fällen neue, umfangreiche Meßreihen notwendig.

Körpermessungen an lebendigen Caniden, wie sie dieser Untersuchung zugrunde liegen, sind in vergleichbarer Weise bisher nicht durchgeführt worden. KLATT (1941, 1951) verglich Proportionen und Körperbau von Haushunden extremer Wuchsformtypen wie Windhund und Bulldogge und deren Kreuzungsprodukte. Ferner sei die Arbeit von CARSTENS (1933) genannt, der am Hundeskelett vergleichende Untersuchungen vornahm, sowie LUMER (1940), der Extremitäten- und Schädelproportionen ausgewachsener Caniden verschiedener Gattungen in allometrischer Betrachtung untersuchte. Die Ergebnisse jener Arbeiten überschneiden sich also nicht mit denen dieser Untersuchung über das Wachstum bei verschiedenen Haushundrassen.

Das Ausgangsmaterial liegt im Institut für Haustierkunde Kiel vor. Es kann deshalb darauf verzichtet werden, die umfangreichen Tabellen in die Arbeit aufzunehmen. Von folgenden Haushundrassen stehen Meßreihen zur Verfügung. Von ihnen wurden die kursiv gedruckten zur Auswertung herangezogen, weil nur von diesen die Meßreihen über das erste Vierteljahr hinaus geführt worden sind: *Airedaleterrier, Barsoi, Chow-Chow, Langhaardackel,* Münsterländer, Pointer, Pom. Hirtenhund, *Pudel (Klein-),* Gordon-Setter, *Irish-Setter, Wolfsspitz.*

Über die untersuchten Körpermaße gibt Abbildung 1 Auskunft.

III. Der Wachstumsverlauf bei verschiedenen Haushundrassen

Um eine Übersicht über die zahlreichen Meßwerte zu bekommen, trug ich in einem Koordinatensystem die Körpermaße auf der y-Achse, das jeweils dazu gehörige Alter der Tiere auf der x-Achse ab und erhielt so Kurven, die den Wachstumsverlauf in der Zeit wiedergeben. Die Auswertung dieser Kurven soll nun im Folgenden vorgenommen werden.

1. Der Kleinpudel als Vertreter einer mittelgroßen Rasse

a. Wachstumsablauf in der Zeit (Abb. 2–6)

Der Pudel ist eine Rasse „normaler“ Körpergestalt vom Typ des Wolfshundes. In dieser Rasse sind bestimmte Größengruppen gezüchtet worden, die als besondere Schläge bezeichnet werden: Zwergpudel, Kleinpudel, Groß- oder Königspudel.

In den Meßreihen der Kleinpudel liegt ein Schlag mit besonders vielen Individuen (20) vor. Bei diesen sollen zuerst die Normen und Abweichungen des Wachstums-in-der-Zeit beschrieben werden. In der Hauptsache werden im Folgenden die fünf Tiere des 1. Wurfes Fee (1950) – Dame von Trotha DPZ 16250, genannt Fee, Wurf nach Sieger Lümmel von Berlin-Wartenberg DPZ 15396: G-Wurf DPZ 18902-18906 – als

Untersuchungsbeispiel gewählt, da alle seine Individuen über einen verhältnismäßig langen Zeitraum gemessen wurden. Sonst sind die Messungen leider oft in zu großen Abständen vorgenommen oder nicht genügend lange durchgeführt worden, weil die Tiere in andere Pflege gegeben werden mußten, so daß der Zeitpunkt des Ausgewachsenseins nicht genau festgestellt werden kann.

Körperlänge (Abb. 2): Bei einem Vergleich der Körperlänge (Kopf und Rumpf ohne Schwanz) wird durch Abb. 2 demonstriert, daß schon innerhalb eines Wurfes eine erhebliche Streuungsbreite vorliegen kann. Nach den Zuchtrichtlinien ist deshalb für jeden Schlag ein Größenspielraum zugelassen. Beim Vergleich der übrigen Würfe läßt

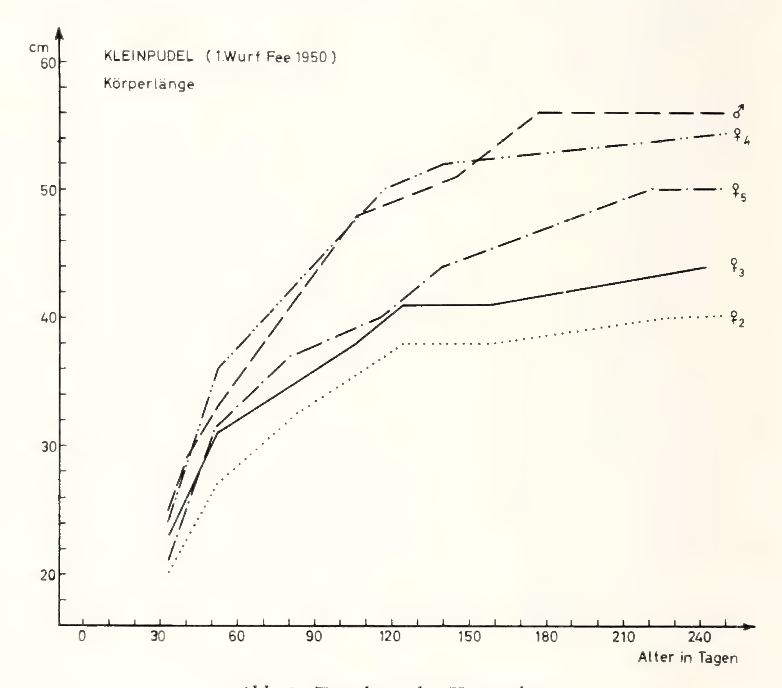


Abb. 2. Zunahme der Körperlänge

sich feststellen, daß die Meßwerte für die einzelnen Tiere bis höchstens zu einem Monat nach der Geburt verhältnismäßig dicht beieinander liegen, dann aber sehr schnell auseinanderstreben. Im 1. Wurf Fee besteht zwischen dem größten (♂) Tier mit 25 cm und dem kleinsten (♀2) im Alter von einem Monat ein Längenunterschied von 5 cm. Im Alter von 8½ Monaten, in dem diese beiden Tiere als ausgewachsen angesehen werden können, beträgt diese Differenz 16 cm, wobei das größte Tier dann 56 cm mißt, d. h., relativ gesehen verhalten sich die Längen der beiden Tiere im ersten Monat wie 1:1,2, im ausgewachsenen Stadium dagegen wie 1:1,4. Für das kleine Tier ergibt sich bis zum 4. Monat eine ziemlich kontinuierlich ansteigende Wachstumskurve, die danach plötzlich abknickt und in einer fast waagerechten Linie, also mit nur noch geringer Zunahme, verläuft. Bei dem großen Tier dagegen zeigt sich zum Ende hin noch ein unerwarteter Wachstumsschub, ehe die endgültige Länge erreicht ist. Durch solche plötzlichen Wachstumsschübe können anfangs kleine Tiere für eine gewisse Zeit oder sogar bis zum Wachstumsende (♀5) ihre vorher größeren Geschwister überholen. Anfangs große Tiere (♂) dagegen können zeitweise eine starke Verlangsamung des Wachstums zeigen, erreichen dann aber vielfach durch einen erneuten Wachstumsschub wieder die vorher eingenommene Stelle unter den Wurfgeschwistern.

So unterschiedlich wie die Zunahme der Körperlänge bei den einzelnen Tieren ist, so verschieden sind auch die Endpunkte des Wachstums gesetzt. Der früheste Zeitpunkt liegt bei 166 Tagen, das Tier hat also bereits mit 5½ Monaten seine maximale Körperlänge erreicht. Es mißt 43 cm. In dem 1. Wurf Fee ist das größte Tier (♂) erst mit 177 Tagen ausgewachsen mit einer Körperlänge von 56 cm, während sein Wurfgeschwister (♀5) eine Länge von 50 cm erst ungefähr mit 220 Tagen, also mit 7¼ Monaten erreicht. Daraus läßt sich schließen: Ob sich ein Tier innerhalb eines Wurfes zu einem „Riesen" auswächst oder ein „Zwerg" wird, läßt sich also im Anfangsstadium noch nicht entscheiden. Erst nach zwei Monaten, manchmal noch später, wird die dann bestehende Größenstufe ungefähr beibehalten; erst dann ist ein endgültiges Urteil möglich. Bei kleinen Tieren ist die Wachstumsintensität der Körperlänge geringer, die Wachstumsdauer jedoch nicht kürzer, sondern in den meisten Fällen sogar länger.

Die unterschiedliche Intensität und Dauer des Wachstums sowie die endgültige Größe sind nicht geschlechtsgebunden.

Brustlänge: Die Wachstumskurven zeigen, daß die Streuungsbreite der Brustlängenmaße innerhalb eines Wurfes im Verlauf des Wachstums ebenfalls recht groß ist und daß auch hier die zeitlichen Endpunkte des Wachstums sehr von einander abweichen. So ist das Brustbein bei zwei Tieren (♀2, ♀3) bereits nach 4½ Monaten ausgewachsen, während die Körperlänge noch zunimmt. Zwischen beiden Maßen ist bei diesen Tieren eine Korrelation der Wachstumsvorgänge nicht zu erkennen. Beim ♂ und bei ♀5 erreicht die Brustlänge ihren Endwert zu demselben Zeitpunkt wie die Körperlänge, nämlich nach etwa 6 und 7½ Monaten, wobei der Endwert wiederum verschieden hoch

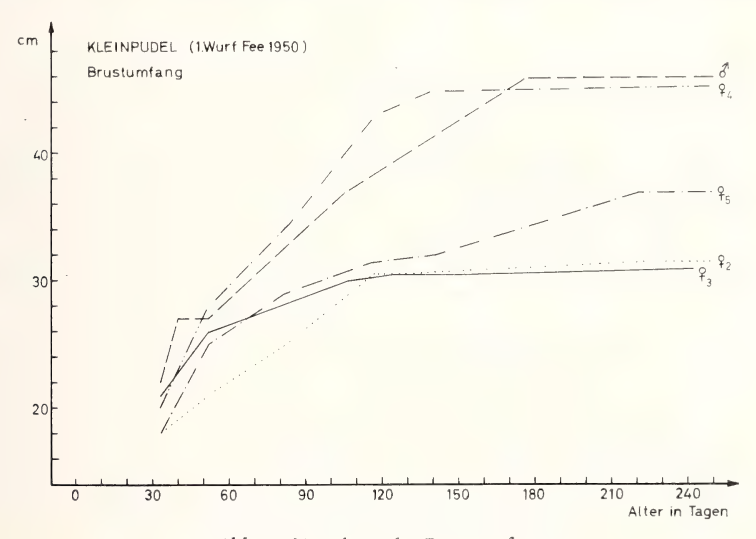


Abb. 3. Zunahme des Brustumfanges

liegt. Das kleinere Tier (♀5) benötigt trotz geringerer Wachstumsrate die längere Wachstumszeit. Auffallend ist bei der Wachstumskurve vom ♂ der Abschnitt zwischen dem 106. Tag (~ 3½ Monate) und dem 145. Tag (~ 5 Monate). Hier stagniert das Brustlängenwachstum etwa 1½ Monate lang. Danach aber zeigt es eine sehr viel größere Zunahme als bei den Wurfgeschwistern in diesem Zeitabschnitt. Das gleiche Phänomen findet sich zu demselben Zeitpunkt im Wachstumsverlauf des Oberarms und annähernd auch in der Wachstumskurve der Körperlänge, nur daß bei dieser kein absoluter Stillstand eintritt, sondern lediglich eine sehr geringe Zunahme erfolgt, worauf wieder ein erhöhtes Wachstum einsetzt. Die Parallelität des bei mehreren Körperabschnitten auf-

getretenen Wachstumsstillstandes kann hier nur festgestellt, aber nicht gedeutet werden, da die Ursachen außerhalb des generellen Wachstumsprozesses liegen können. Zur Analyse des Einflusses von Erbgut und Umwelt bei der Ausgestaltung des Körpers scheint eine Erweiterung dieser Beobachtungen geboten.

Brustumfang (Abb. 3): Bei den Maßen des Brustumfangs ist die Streuung wieder erheblich. Auch der Zeitpunkt des Ausgewachsenseins variiert stark. So hat ein verhältnismäßig kleines Tier (♀3) aus dem 1. Wurf Fee nach 4 Monaten mit 30,5 cm schon seinen endgültigen Brustumfang erreicht. Er nimmt bis zum 8. Monat nur noch um 0,5 cm zu. Das ♂ und ♀5 beenden auch dieses Wachstum gleichzeitig mit dem ihrer

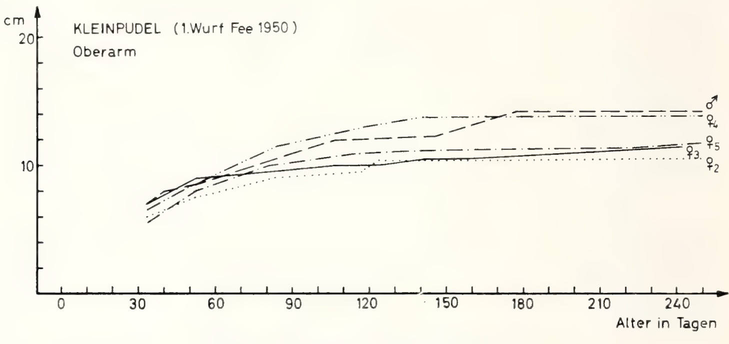


Abb. 4. Wachstum des Oberarms

Körper- und Brustlänge, während diese Zeitpunkte bei den anderen Tieren nicht zusammenfallen. Die Unabhängigkeit der Wachstumsvorgänge voneinander wird also wieder anschaulich.

Brusttiefe: Der Brustkorb des Kleinpudels scheint seine größte Tiefe schon verhältnismäßig früh erlangt zu haben. Bei ♀3 bleibt sie bereits nach $3^1/_2$ Monaten auf dem Wert von 10,2 cm stehen, und beim ♂ ist der Endwert von 14,3 cm schon mit 5 Monaten erreicht. Eine Stagnation im Wachstum der Brusttiefe bei ♀5 zwischen 116. und 140. Tag wird anschließend durch einen erneuten Zuwachs ausgeglichen. Leider fehlen hier weitere Messungen, so daß nicht mit Sicherheit ermittelt werden kann, ob die 11,5 cm, die im Alter von $7^1/_2$ Monaten gemessen wurden, schon den Endwert darstellen. Die Stagnation scheint eine Verlängerung der Wachstumszeit jenen Tieren gegenüber zur Folge zu haben, deren Wachstum nicht aussetzt. Die Brusttiefe eines weiteren Tieres (♀2) aus demselben Wurf kann nach 4 Monaten mit 10,6 cm als ausgewachsen angesehen werden. Die Wachstumszunahme ist aber schon von $2^3/_4$ Monaten an stark vermindert.

Kreuzbreite: Die Kreuzbreite weist ebenfalls eine endgültige Konstanz zu sehr unterschiedlichen Zeitpunkten auf. Diese ist beim ♂ wiederum nach 6 Monaten mit 9 cm vorhanden, während ♀4 aus demselben Wurf den Endwert von 9,4 cm bereits mit 4 Monaten erreicht. Bei einem Tier aus dem 2. Wurf Fee liegt der Endwert von 8 cm erst bei 8 Monaten. Die Kreuzbreite von ♀3 (1. Wurf Fee) kann dagegen schon nach etwa $1^3/_4$ Monaten als nahezu konstant angesehen werden, denn bis zum 8. Monat erfolgt nur noch eine Zunahme um 0,6 cm auf 6,6 cm. Auch bei ♀2 vergrößert sie sich nach dem 1. Monat nur sehr langsam. Es treten zweimal Stagnationen auf, nach denen aber kein wesentlicher Anstieg zu verzeichnen ist.

Die *Extremitäten* wurden nicht als Ganzes gemessen, sondern unterteilt in Oberarm, Unterarm, Metacarpalia + Phalangen, bzw. Oberschenkel, Unterschenkel, Metatarsalia + Phalangen.

Es zeigt sich, daß das Wachstum der Extremitätenteile ebenfalls einer großen Variabilität unterliegt.

Oberarm (Abb. 4): Der früheste Zeitpunkt, an dem der Oberarm ausgewachsen ist, liegt nach dem vorhandenen Material etwa bei 4½ Monaten (♀4, 1. Wurf Fee). Der Oberarm erreicht bei diesem Tier eine Länge von 14 cm. Ein Wurfgeschwister (♂), das bis zu 1¾ Monaten dem ♀4 an Länge voraus war, braucht, um ebenfalls eine Endlänge des Oberarms von 14 cm zu erreichen, infolge der oben erwähnten Stagnation vom 106. bis 145. Tag genau die 1½ Monate des Stillstandes länger, obwohl nach der Stagnation ein verstärktes Wachstum zu verzeichnen ist. Wie variabel diese Wachstumsverhältnisse sind, zeigt sich bei einem weiteren Tier (♀5), dessen Oberarm vom 4. bis 7½. Monat nur noch um 0,5 cm gewachsen war. Es hätte angenommen werden müssen, daß er damit ausgewachsen sei. Als jedoch 2½ Monate später das Tier nochmals vermessen wird, ergibt sich, daß der Oberarm um 1,5 cm auf 13 cm gewachsen ist.

Das Wachstum verläuft also ungleichmäßig, d. h., im Gesamtablauf wechseln Zeiträume mit höherer Zunahme mit solchen geringerer bzw. keiner ab, wie es schon bei der Brust- und Körperlänge beschrieben wurde.

Unterarm: Auch das Längenwachstum des Unterarmes hört zu sehr unterschiedlichen Zeitpunkten auf. Bei einigen Tieren sind Ober- und Unterarm ungefähr gleichzeitig ausgewachsen (1. Wurf Fee: ♂ mit 6 Monaten, 2. Wurf Fee: ♂2 zwischen 6. und 8. Monat), während bei anderen der Unterarm noch weiterwächst, wenn der Oberarm bereits sein Wachstum eingestellt hat. Es läßt sich aber keine Regel erkennen. Bemerkenswert ist noch, daß der Unterarm, der bei der Geburt kürzer als der Oberarm ist, die Länge desselben nach etwa 2½ Monaten eingeholt hat und ihn danach sogar an Länge übertrifft.

Metacarpalia + Phalangen: Bei den Metacarpalia + Phalangen fällt im Vergleich mit dem Ober- und Unterschenkel sofort auf, daß sie zu einem viel früheren Zeitpunkt „fertig" sind. Untereinander weichen die zeitlichen Endpunkte aber teilweise erheblich ab. So erreichen zwei Wurfgeschwister die gleiche absolute Meßzahl von 8,5 cm zu sehr verschiedenen Zeiten: das eine (♀1, 2. Wurf Fee) bereits mit 3½ Monaten, das andere (♂2) aus demselben Wurf erst mit etwa 6 Monaten.

Hinterextremität: Die hinteren Extremitäten verhalten sich in ihrer Wachstumszeit im Prinzip wie die vorderen. Auch hier stellen die distalen Teile Metatarsalia + Phalangen, ihr Wachstum frühzeitiger ein als Ober- und Unterschenkel. Bei dem ♂ aus dem 1. Wurf Fee sind z. B. Ober- und Unterschenkel nach 6 Monaten ausgewachsen, die Metatarsalia + Phalangen dagegen schon nach 5 Monaten.

Wie verschieden schnell sich das Wachstum einzelner Individuen aus einem Wurf in demselben Zeitraum bei gleicher Ausgangsbasis vollziehen kann, möge Tabelle 1 veranschaulichen.

Daß das ♂ und ♀4, wie aus Abb. 2 (Körperlänge) ersichtlich ist, zu den „Riesen" des Wurfes zählen, ♀5 dagegen eine Mittelstellung einnimmt und ♀2 das kleinste Tier ist, geht auch aus obigen Unterschenkelmeßwerten deutlich hervor. Zwischen dem 52. und 141. Tag ist die Reihenfolge durch ♀5 gestört, das hier die geringste Zunahme aufweist und in dieser Zeit „kurzbeinig" wirkt. Später ergibt sich wieder die alte Reihenfolge.

Tabelle 1

Unterschenkelwachstum im 1. Wurf Fee

Tag nach d. Geburt	♂ cm	♀4 cm	♀5 cm	♀2 cm
33.	6	6	6	6
52.	9,5	10	9	7,8
141.	15	14,1	11,9	11

Andere, hier nicht speziell ausgewertete Daten ergeben, daß die Längenwerte von Unterschenkel und Oberschenkel bei der Geburt etwa gleich sind. Nach 14 Tagen jedoch zeigt der Unterschenkel schon einen deutlichen Vorsprung, den er auf Grund seines schnelleren Wachstums bis zum Ende beibehält.

Zum Studium der Wachstumsverhält-

nisse am Kopf liegen Meßwerte der Kopflänge und Kopfbreite, der Schnauzenlänge und Schnauzenbreite sowie der Ohrenlänge vor.

Kopflänge: Auch bei der Kopflänge ist die Wachstumsdauer wieder unterschiedlich. Die kleinsten Tiere aus dem 1. Wurf Fee zeigen hier ein recht frühes Wachsstumende. Die Kopflänge von ♀3 ändert sich schon nach 3½ Monaten, die von ♀2 nach 5¼ Monaten nicht mehr wesentlich. Bei den großen Tieren dagegen läßt sich erst nach 8 Monaten eine ziemliche Konstanz ablesen.

Die Streuungsbreite innerhalb eines Wurfes ist auch bei diesen Werten verhältnismäßig hoch. So beträgt die Differenz im 1. Wurf Fee zwischen der Kopflänge des kleinsten Tieres (12,2 cm) und der des größten im ausgewachsenen Zustand 5,2 cm. Daraus ergibt sich ein Verhältnis von 1:1,4, was sich genau mit dem der Körperlänge zueinander deckt.

Kopfbreite: Schon bei der Geburt besitzen die Tiere relativ breite Köpfe. Eine größere Zunahme der Kopfbreite erfolgt nur noch in den ersten drei postembryonalen

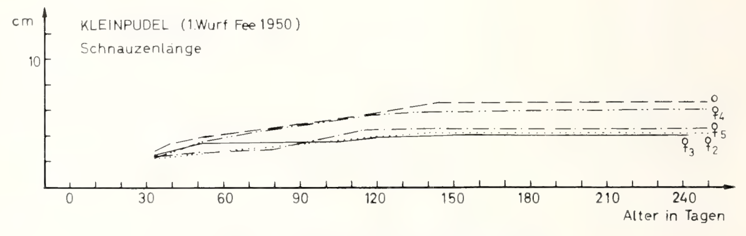


Abb. 5. Zunahme der Schnauzenlänge

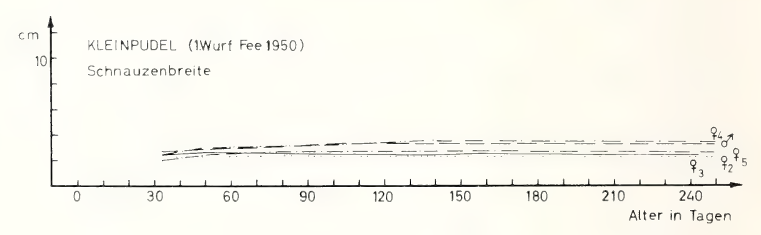


Abb. 6. Zunahme der Schnauzenbreite

Monaten. Da sich die Maße nach diesem Zeitraum nur noch um wenige Millimeter erhöhen, läßt sich das endgültige Wachstumsende nur schwer erfassen. Z. B. verbreitert sich der Kopf von ♀3 in den ersten beiden Monaten noch um 1 cm: weitere 0,5 cm Zunahme verteilen sich dann jedoch auf einen Zeitraum von 6 Monaten.

Die Kopfbreite von ♀2, dem kleinsten Tier des 1. Wurfes Fee, scheint nach 4 Monaten ausgewachsen zu sein. Seine Kopflänge nimmt jedoch noch 1¼ Monat zu. Im allgemeinen scheint jedoch der Kopf in seiner Länge und Breite zu gleicher Zeit fertig ausgebildet zu sein. Die endgültige Kopfbreite der großen Tiere wird erst zwischen dem 6. und 9. Monat erreicht. Bei den kleineren Tieren zeigt sich also wie bei der Kopflänge auch bei der Kopfbreite die Tendenz zu frühzeitigerem Wachstumsende.

Schnauzenlänge und -breite (Abb. 5, 6): Die Schnauzenlänge erreicht frühestens nach 4 Monaten ihren Endwert, während die Schnauzenbreite schon nach 1—2, spätestens nach 3 Monaten als ausgewachsen angesehen werden kann.

Ohrenlänge: Außer der Schnauzenbreite stellen auch die Ohren ihr Längenwachstum in den meisten Fällen frühzeitiger als die übrigen Kopfmaße ein. Der früheste Zeitpunkt liegt hier bei 3½ Monaten. Am häufigsten ist der Endpunkt nach ungefähr 4 Monaten zu verzeichnen.

Somit zeigt sich auch im Wachstum des Kopfes, daß sich die Einzelmaße unabhängig voneinander verhalten. Erwähnt sei, daß diese Aussage auch für Schnauzenlänge und die Länge des Oberkiefers gilt. Diese wachsen verschiedentlich ungleichmäßig, so daß „falsche“ Gebißstellungen entstehen, die später völlig ausgeglichen werden.

Die kleineren Tiere scheinen — was Kopflänge und -breite anlangt — weniger und kürzere Zeit zu wachsen als die großen.

Tabelle 2

Zeitpunkte des Wachstumsendes

	Wachstumsende (in Tagen nach der Geburt)			
	frühester Termin		spätester Termin	
Körperlänge	166	G	221	M
Brustumfang	124	K	221	M
Brustlänge	141	K	221	M
Brusttiefe	106	K	243	K
Kreuzbreite	52	K	243	K
Oberarm	140	G	243	K
Unterarm	177	G	243	K
Metacarpalia + Phalangen	105	K	176	K
Oberschenkel	124	K	224	K
Unterschenkel	117	K	243	K
Metatarsalia + Phalangen	116	M	176	K
Ohrenlänge	106	K	176	K
Kopflänge	124	K	243	K
Kopfbreite	52	K	221	K
Schnauzenlänge	124	K	176	K
Schnauzenbreite	23	M	117	G

G — großes Tier, M — mittelgroßes Tier, K — kleines Tier.

Zusammenfassung: In Tabelle 2 über die unterschiedlichen Zeitpunkte des Wachstumsendes wurden nicht nur die im Text vorkommenden Daten wiedergegeben, sondern alle Kleinpudelwürfe aus dem Zwinger „von Orplid“ berücksichtigt. Diese Aufstellung soll noch einmal die große Variationsbreite des Wachstumsabschlusses verdeutlichen und zum anderen zeigen, daß der Zeitpunkt des Wachstumsendes nicht an die Größe des Tieres gebunden ist.

Für den späteren Termin muß die Einschränkung gemacht werden, daß es sich jeweils um den durch eine Messung erkennbaren Endpunkt handelt. Bei einigen Tieren liegen Messungen noch nach diesen Zeitpunkten vor. Sie können jedoch nicht ausgewertet werden, da der Zeitraum zwischen der letzten und der vorhergegangenen Messung zu groß ist, und der Kurvenverlauf dadurch sehr wahrscheinlich ein falsches Bild vermittelt.

Eine feste Reihenfolge, in der die einzelnen Körperabschnitte ihr Wachstum beenden, läßt sich aus den obigen Daten nicht ablesen. Als feststehende Norm kann jedoch gelten, daß im Verband der Extremitäten die distalen Teile, also Metacarpalia und Metatarsalia einschließlich der Phalangen, zuerst ihre Endgröße erreicht haben.

Die Rumpfmaße innerhalb eines Wurfes zeigen häufig eine beträchtliche Streuungsbreite. Plötzliche Schübe im Wachstum der Körperlänge können die Reihenfolge in der Größenordnung der Wurfgeschwister zeitweise oder endgültig verändern. „Riesen“ und „Zwerge“ lassen sich meistens erst ziemlich spät als solche bestimmen.

Im ausgewachsenen Stadium ist der Unterarm der längste Abschnitt der Vorder-

extremität. Darauf folgen Oberarm und Metacarpalia + Phalangen. In der Hinterextremität ist es entsprechend der Unterschenkel. Der Oberschenkel liegt mit seinen Werten jedoch erst an dritter Stelle.

Bei der Geburt ist der Oberarm länger als Unterarm und Metacarpalia. Die Umkehrung der Reihenfolge setzt etwa nach dem zweiten Monat ein. Der Oberschenkel dagegen ist von Anfang an der kürzeste Abschnitt der Hinterextremität. Metatarsalia + Phalangen sind bei der Geburt länger als der Unterschenkel oder gleichlang. Die Umkehrung erfolgt hier erst verhältnismäßig spät, frühestens nach dem dritten Monat.

Neben den Rumpfmaßen weist innerhalb eines Wurfes auch die Kopflänge eine größere Streuungsbreite auf. Kleine Tiere zeigen die Tendenz eines frühzeitigen Wachstumsendes bei Kopflänge und Kopfbreite.

b. Wachstumsintensität (Abb. 7)

Die Wachstumsintensität eines Körperabschnittes in einer bestimmten Zeit läßt sich am besten prozentual wiedergeben. Dabei wird der absolute Wert der ersten Messung als 100 % angenommen, die dann folgenden Meßergebnisse werden dazu jeweils ins Verhältnis gesetzt. Als Beispiel seien zwei Werte herausgegriffen:

4. Tag 3,0 cm = 100 %;
35. Tag 6,3 cm = x %;
x = 210 %

Das bedeutet: Am 4. Tag nach der Geburt wird die erste Messung vorgenommen. Sie ergibt z. B. für die Metatarsalia + Phalangen 3 cm = 100 %. Am 35. Tag beträgt der Meßwert 6,3 cm = 210 %, d. h., im Zeitraum von einem Monat haben die Metatarsalia + Phalangen um 210 % — 100 % = 110 % an Länge zugenommen. Ob diese relative Zunahme nun groß oder gering ist, ob also das Wachstum in diesem Zeitabschnitt mehr oder minder intensiv war, läßt sich erst im Vergleich mit den übrigen relativen Maßen bestimmen. Diese Methode der Intensitätsangabe hat vor allem den Vorteil, daß sich sämtliche Körpermaße, sofern sie für gleiche Zeiträume notiert worden sind, untereinander vergleichen lassen. Es ist damit eine Maßeinheit gegeben, die es ermöglicht, nicht nur das Wachstum von Tieren eines Wurfes bzw. mehrerer Generationen einer Rasse, sondern auch von Tieren verschiedener Rassen, die schon bei der Geburt sehr unterschiedlich groß sein können, miteinander zu vergleichen. Vorbedingung dafür ist, daß der Ausgangswert (= 100 %) der Meßreihen im gleichen Zeitabstand von der Geburt der Tiere gemessen wird. Zu untersuchen ist, ob es im Wachstumsverlauf bestimmte Zeitabschnitte gibt, in denen etwa eine relativ große oder nur geringe Zunahme erfolgt. Gibt es sie, so ist festzustellen, ob sie zu demselben Zeitpunkt bei allen Körpermaßen auftreten oder vielleicht nur speziell für einen Körperabschnitt gelten. Die Beschreibung der Wachstumsintensität soll nun vornehmlich am Beispiel des Kleinpudels „Jette“ DPZ 20609 aus dem Wurf Grille von Orplid (1951) DPZ 18905 nach Sieger Lümmel von Berlin-Wartenberg DPZ 15396 vorgenommen werden, der als ein sogenanntes „Mittelwertstier“ ausgewählt wurde, da seine Wachstumskurven zwischen denen der extrem großen und denen der extrem kleinen Tiere verlaufen.

Körperlänge: Die Körperlänge dieses Tieres nimmt, absolut gesehen, vom 4. bis 254. Tag (= 8½ Monate) um 41,5 cm auf 52 cm zu. Das sind relativ ausgedrückt 395 %.[3]

Verlauf des Wachstums in seinen Einzelabschnitten: Bis zu 1¾ Monaten erfolgt insgesamt mit 176 % die größte Zunahme, die pro Tag etwa 2—6 % ausmacht. Auch die

[3] Alle im Text vorkommenden Prozentzahlen sind auf den Ausgangswert gleich 100 % bezogen.

Körperlänge der übrigen Kleinpudel erfährt in diesem Zeitraum die höchste Wachstumsintensität. Danach wird die Zuwachsrate — bei allen Abschnitten als Durchschnittswert pro Tag angegeben — ständig kleiner und liegt vom 6. bis 8½. Monat nur noch bei 0,4 % pro Tag. Es lassen sich also drei Phasen erkennen:

1. die der größten Intensität in den ersten Wochen nach der Geburt,
2. die nachlassender Intensität,
3. die des Wachstumsausklangs.

Im allgemeinen ist zu sagen, daß sich die „Riesen" von den „Zwergen" schon in den ersten Monaten durch höhere Wachstumsintensität unterscheiden lassen. Das trifft auch im großen ganzen für deren Einzelmaße zu. Es ist aber zu beobachten, daß die größte Intensität nicht gleich nach der Geburt einsetzt, sondern zum Teil erst nach 15 bzw. 23 Tagen. Abb. 7 zeigt die Wachstumsintensität der einzelnen Körperteile und wie sie in den Meßzeiträumen im Verhältnis zueinander wachsen. Die drei Phasen (s. r.) treten deutlich hervor.

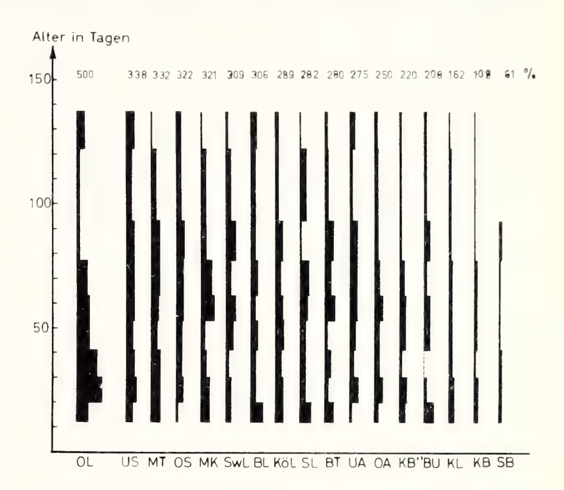


Abb. 7. Verlauf der Wachstumsintensität verschiedener Körpermaße eines Kleinpudels (Relativer Gesamtzuwachs in Prozenten)

BL — Brustlänge
BT — Brusttiefe
Bu — Brustumfang
KB" — Kreuzbreite
KB — Kopfbreite
KL — Kopflänge
KöL — Körperlänge
MK — Metacarpalia + Phal.
MT — Metatarsalia + Phal.
OA — Oberarm
OL — Ohrenlänge
OS — Oberschenkel
SB — Schnauzenbreite
SL — Schnauzenlänge
SwL — Schwanzlänge
UA — Unterarm
US — Unterschenkel

Brustkorb: Der Brustkorb zeigt in seiner Länge in den ersten 6 Wochen die größte Wachstumsintensität. Das gilt auch für die meisten der anderen Versuchstiere. Im folgenden Verlauf bis zu 5 Monaten, also in der zweiten Phase, ist ein in seiner Intensität fast gleichbleibender Wachstumsanstieg festzustellen. Danach liegen die Zuwachsraten nur noch unter 1 % pro Tag. Die gesamte Zunahme beträgt 279 %, also weit weniger als die der Körperlänge.

Beim Brustumfang finden wir die größte Intensität der Zunahme ebenfalls wieder in der ersten Phase, die hier die ersten 5 Wochen nach der Geburt umfaßt. Das gleiche gilt für die übrigen Tiere. Bis auf eine Stagnation zwischen dem 35. und 46. Tag bleibt die Wachstumsintensität in der zweiten Phase mit 1—1,7 % Zunahme pro Tag bis zu 5 Monaten so gut wie konstant. Nach diesem Zeitpunkt sinkt sie dann auf 0,3 % ab. Mit einer Gesamtzunahme von 226 % bleibt das Wachstum des Brustumfangs hinter dem der Brustlänge zurück.

Die Brusttiefe zeigt ebenfalls gleich nach der Geburt über einen Zeitraum von 6 Wochen ihre höchste Wachstumsintensität. Das trifft auch größtenteils für die übrigen Individuen zu. Die zweite Phase mit einer stetigen, ungefähr gleichbleibenden Zuwachsrate reicht wieder bis zu 5 Monaten. Danach sinkt die tägliche Zunahme dann auf weniger als 1 % pro Tag ab. Die Gesamtzunahme — hier wie auch bei den vorher beschriebenen und folgenden Maßen nach 8½ Monaten errechnet — beträgt 236 %.

Kreuzbreite: Der Abstand zwischen den lateralen Darmbeinwinkeln vergrößert sich im allgemeinen am stärksten in den ersten 6 Wochen. Darauf folgt bei dem „Mittel-

wertstier" ein Wachstumsstillstand vom 46. bis 56. Tag. Hierauf setzt, im Gegensatz zu anderen Stagnationen, jedoch keine erhöhte Wachstumsperiode mehr ein. Nach 4 Monaten sinkt die Intensität auf unter 1 % pro Tag ab. Die Gesamtzunahme der Kreuzbreite ist mit 305 % nach der Körperlänge die höchste im Bereich des Rumpfes.

Zusammenfassend läßt sich sagen: Die Teile des Rumpfes des beschriebenen Tieres gleichen sich alle darin, daß ihre größte Wachstumsintensität in den ersten Wochen nach der Geburt erreicht wird. Diese Feststellung gilt auch für die übrigen Individuen. Am längsten, fast 2 Monate, hält das intensive Wachstum bei der Körperlänge an, und erst nach 6 Monaten, also recht spät, wird der Zeitpunkt erreicht, an dem die tägliche Zuwachsrate unter 1 % sinkt und damit das Ende des Wachstums andeutet. Bei den Brustmaßen beginnt die Phase des Wachstumsausklangs schon nach 5 Monaten, bei der Kreuzbreite bereits noch früher, nach 4 Monaten.

Oberarm: Der Oberarm erfährt innerhalb der ersten Phase, die hier bis zum 56. Tag reicht, seine höchste Zuwachsrate. Die Intensität bleibt während der zweiten Phase mit dem sehr niedrigen Wert von durchschnittlich 1 % fast konstant und nähert sich mit 0,3 % im Durchschnitt vom 6. bis 8½. Monat dem endgültigen Wachstumsabschluß. In den 8½ Monaten hat der Oberarm um 303 % an Länge zugenommen.

Unterarm: Die größte Intensität des Unterarmwachstums liegt bei dem „Mittelwertstier" und seinen Wurfgeschwistern nicht gleich zu Beginn, sondern erst vom 15. bis 56. Tag der ersten Phase. Bei einem anderen Wurf sind die Verhältnisse ähnlich; auch dort wird die größte Zuwachsrate nicht gleich im Anfang erreicht. Die zweite Phase mit mittlerer Intensität dauert bis zum 5. Monat einschließlich. Danach fällt auch hier die tägliche Zunahme auf unter 1 % ab.

Metacarpalia + Phalangen: Das stärkste Wachstum der distalen Teile der Vorderextremitäten beginnt in der ersten Phase, die auch hier bis zum 56. Tag reicht, gleich nach der Geburt. Der höchste relative Zuwachs von durchschnittlich 5 % pro Tag, der zwischen dem 46. und 56. Tag liegt, wird jedoch mit einer Stagnation von zwei Wochen beantwortet. Wie auch bei der Kreuzbreite setzt danach kein verstärktes Wachstum ein. Die relative Zunahme der Metacarpalia in der ersten Phase ist erheblich größer als bei Ober- und Unterarm; dafür wird aber schon nach 4 Monaten, also bereits einen vollen Monat früher als dort, die 1%-Grenze erreicht. Dieser frühe Zeitpunkt, nach dem nur noch eine ganz geringe Zunahme zu verzeichnen ist, entspricht dem Ergebnis der Untersuchung des Wachstums-in-der-Zeit (vgl. S. 263): die Metacarpalia + Phalangen sind im Bereich der Vorderextremität zuerst ausgewachsen. Die Gesamtzunahme der Metacarpalia beträgt 333 %. Sie liegt damit zwischen den Werten für Unter- und Oberarm.

Oberschenkel: Beim Oberschenkelwachstum zeigt sich ein etwa gleiches Bild wie beim Wachstumsverlauf des Unterarmes. Die größte Wachstumsintensität liegt auch hier nicht zu Beginn, sondern erst zwischen dem 23. und 46. Tag. Das gleiche ist bei den meisten der übrigen Kleinpudel festzustellen. Die zweite Phase, die der mittleren Zuwachsraten, reicht bis zum 5. Monat einschließlich. Von da ab beträgt die Zuwachsquote dann, wie beim Oberarm, nur noch durchschnittlich 0,3 %. Insgesamt erreicht das Wachstum des Oberschenkels mit 367 % genau den gleichen Wert wie der Unterarm.

Unterschenkel: Über den Wachstumsverlauf des Unterschenkels ist zu sagen, daß die größte Zuwachsrate wieder ganz im Anfang liegt. Die erste Phase mit einer Schwankungsbreite von 2 bis 4,5 % reicht bis zum 56. Tag. Die mittlere Phase umfaßt wieder den Zeitraum bis zum 5. Monat, und die durchschnittliche Tageszunahme von 0,4 % in der dritten Phase bis zu 8½ Monaten kommt der des Oberschenkels fast gleich. Der Gesamtzuwachs ist mit 417 % der höchste im Bereich der Extremitäten.

Metatarsalia + Phalangen: Auch Metatarsalia + Phalangen haben wie die Metacarpalia ihre höchste Wachstumsintensität in den ersten 56 Tagen. In der zweiten Phase

sinkt die Quote allerdings erst nach 5 Monaten auf weniger als 1 % Tageszunahme, aber vom 6. Monat an ist mit 0,08 % der Endpunkt des Wachstums so gut wie erreicht, also schon früher als bei Ober- und Unterschenkel. Im Bereich der Hinterextremität haben die Metatarsalia + Phalangen mit 356 % die niedrigste Zuwachsrate aufzuweisen, während in der Vorderextremität der Oberarm die geringste Gesamtintensität zeigt.

Das Wachstum der Extremitätenteile soll nun noch im *Vergleich* zueinander betrachtet werden: Bei der Vorderextremität weist der Unterarm die höchste Wachstumszunahme auf, was sich sowohl in der relativen Prozentzahl von 367, als auch in der absoluten Zahl von 11,4 cm, als Summe vom 4. bis 254. Tag, zu erkennen gibt. Dieses Ergebnis, obwohl es auf Maßen am lebenden Tier beruht, deckt sich mit dem von SCHLEGEL (1912), der bei der Vermessung von Extremitätenknochen feststellte, daß im postembryonalen Wachstum Radius und Tibia schneller wachsen als Humerus und Femur; beim embryonalen Wachstum dagegen lägen die Verhältnisse gerade umgekehrt. Neu und interessant jedoch dürfte sein, daß der Unterarm nicht gleich vom Zeitpunkt der Geburt an schneller als der Oberarm wächst, sondern daß anfänglich Metacarpalia und Oberarm mit ihrer relativen Wachstumszunahme an der Spitze liegen. Die Gesamtintensität des Unterarmwachstums übertrifft am Ende der ersten Phase mit 148 % die des Oberarms mit 142 % erst um ein Geringes. In der zweiten Phase dagegen erreicht die relative Zunahme des Unterarmes mit 164 % einen sehr viel höheren Wert als die des Oberarms mit 109 %. Damit übertrifft am Ende der Unterarm mit insgesamt 367 % den Oberarm mit 303 % in seinem relativen Wachstum beträchtlich.

Auch bei der Hinterextremität deckt sich das Ergebnis mit dem von SCHLEGEL (1912). Die größte Zuwachsrate, und damit das schnellste Wachstum, hat auch hier der Unterschenkel aufzuweisen. Bei einem Vergleich der drei Teilabschnitte ergibt sich folgender Wachstumsintensitätsverlauf: In der ersten Phase nimmt die Länge der Metatarsalia noch schneller zu als die des Unterschenkels. In der zweiten Phase dominiert die Unterschenkelzunahme mit 175 % gegenüber 164 % beim Oberschenkel und 147 % bei den Metatarsalia. In der dritten Phase bleibt dieselbe Reihenfolge erhalten.

Ohrenlänge: Die Wachstumsintensität der Ohrenlänge ist außerordentlich groß und übertrifft die sämtlicher anderer Körperteile, zum Teil sogar um das Drei- bis Vierfache, sowohl in den einzelnen Meßabschnitten, als auch insgesamt; die Ohren wachsen also am schnellsten. Nur die relative Körpergewichtszunahme liegt in ihren Werten noch

Tabelle 3

Übersicht über die Wachstumsintensität der Extremitätenteile in den drei Wachstumsphasen

1. Phase (4.—56. Tag)		2. Phase (56.—153. Tag)		3. Phase (153.—254. Tag)	
Metacarpalia + Phalangen . . .	195 %	Unterschenkel . .	175 %	Unterschenkel .	67 %
Metatarsalia + Phalangen . . .	186 %	Oberschenkel . .	164 %	Unterarm . . .	55 %
Unterschenkel .	175 %	Unterarm . . .	164 %	Oberarm . . .	52 %
Oberschenkel .	157 %	Metatarsalia + Phalangen . . .	147 %	Oberschenkel . .	46 %
Unterarm . . .	148 %	Oberarm . . .	109 %	Metacarpalia + Phalangen . . .	46 %
Oberarm . . .	142 %	Metacarpalia + Phalangen . . .	92 %	Metatarsalia + Phalangen . . .	23 %

höher. Das Ohrenwachstum beginnt in der ersten Phase mit einem weniger intensiven Abschnitt, der bei allen Individuen die ersten 14 Tage umfaßt. Wiederum bei allen Tieren setzt danach die Phase des intensivsten Wachstums ein, hier zeitweise mit 13 % pro Tag. Dauert sie bei den übrigen Kleinpudeln bis zum 56. Tag, so schien sie bei dem ausgewählten Tier schon am 35. Tag beendet zu sein. Die Zuwachsrate war aber nur für etwa 10 Tage vermindert, um dann erneut für weitere 10 Tage hochzuschnellen, also ebenfalls bis zum 56. Tag. Obwohl die große Schwankung der Wachstumsintensität innerhalb der ersten Phase als eine Ausnahme für dieses Tier erscheint, läßt sie sich doch in den Gesamtwachstumsverlauf des Tieres gut einordnen, wie aus Abb. 7 zu ersehen ist. Diese Phase der mittleren Zuwachsraten reicht bis zum 6. Monat einschließlich, ist also außergewöhnlich lang. Bei der größten Anzahl der Tiere umfaßt sie nur den Zeitraum bis zum 4. Monat einschließlich. Danach ist bei ihnen kaum noch eine Zunahme zu verzeichnen; die dritte Phase ist somit sehr kurz oder fällt ganz aus, wie bei dem „Mittelwertstier". Das Wachstum kann demzufolge nach 6 bzw. schon nach 4 Monaten als abgeschlossen gelten. Die Gesamtzuwachsrate der Ohrenlänge beträgt 809 %.

Kopflänge: Die Kopflänge hat ihre intensivste Zunahme ebenfalls nicht gleich nach der Geburt, sondern erst vom 15. Tag an. Die höchste tägliche Zuwachsrate liegt auch hier wieder in der ersten Phase, die bis zum 56. Tag reicht. Bei den übrigen Individuen dauert die Phase der höchsten Intensität etwa bis zu demselben Zeitpunkt. Die Phase der mittleren Zunahmen umfaßt auch hier, wie beinahe bei allen Körpermaßen, den Zeitraum bis zum 5. Monat einschließlich, was auch für die anderen Tiere annähernd gilt. Im Anfang der dritten Phase werden nur noch 0,2 % täglicher Zuwachs erreicht, während das Wachstum bei einem Teil der untersuchten Kleinpudel bereits ganz aufgehört hat. Mit einer Gesamtzunahme von 207 % beträgt das Kopflängenwachstum nur ungefähr 1/4 der Zunahme der Ohrenlänge.

Kopfbreite: Die Kopfbreite hat innerhalb der ersten Phase ihre höchste relative Zunahme in den ersten 3 Wochen nach der Geburt aufzuweisen. Bemerkenswert ist, daß in den ersten 14 Tagen das Kopfbreitenwachstum eine höhere relative Zuwachsrate aufweist als das Wachstum der Kopflänge, in diesem Falle 2,8 % gegenüber 2,1 %. Wie schon beim Wachstum des Brustumfangs, so tritt auch bei dem der Kopfbreite und auch der Schnauzenbreite vom 35. bis 46. Tag ein Stillstand ein, dem bis zum Ende der ersten Phase am 56. Tag eine verstärkte Zunahme folgt. Die mittlere Phase erstreckt sich ebenfalls bis einschließlich zum 5. Monat. In der dritten Phase erfolgt kaum noch eine Zunahme. Über den ganzen Zeitraum ergibt sich dann ein Zuwachs von 161 %.

Schnauzenlänge: Nach der Ohrenlänge hat die Schnauzenlänge im Bereich der Kopfmaße mit 382 % die höchste Zuwachsquote. Die erste Phase kann hier sogar bis zum 71. Tag angenommen werden. Sie zeigt aber häufige Intensitätsschwankungen. Die mittlere Phase dagegen wird wiederum nach 5 Monaten von der dritten mit nur noch verhältnismäßig geringer Zunahme, die sich jedoch bis zu 8 1/2 Monaten erstreckt, abgelöst.

Schnauzenbreite: Bei der Schnauzenbreite mit insgesamt nur 76 % (!) Zunahme läßt sich das Wachstum nicht in prägnante Abschnitte gliedern. Die höchste Zuwachsrate wird in den ersten 14 Tagen nach der Geburt erreicht; dann nimmt die Intensität bis zum 35. Tag kontinuierlich ab, stagniert 10 Tage lang und steigt bis zum 56. Tag noch einmal an. Danach hört das Wachstum mit einer durchschnittlichen Tageszunahme von 0,2 % sehr bald auf, so daß die Schnauzenbreite schon nach 2 bis 2 1/2 Monaten als ausgewachsen gelten kann. Ähnliche Verhältnisse liegen auch bei den übrigen Kleinpudeln vor.

Es ergibt sich also, daß Zeiträume mit besonders intensivem Wachstum sowie auch solche mit sehr geringer oder gar keiner Zunahme sich bei allen Körpermaßen feststellen lassen. Da das Wachstum ein sich verlangsamender Prozeß ist, liegt die Phase der höchsten Wachstumsgeschwindigkeit in den ersten Wochen nach der Geburt. Dieser

erste Abschnitt umfaßt hier meist 2 Monate. Charakteristisch für ihn ist ein deutliches Schwanken der Intensität, deren Maxima und Minima jedoch bei den einzelnen Körperteilen zeitlich nicht zusammenfallen. Die mittlere Phase ist dadurch gekennzeichnet, daß in ihr eine viel geringere Intensität auf verhältnismäßig langem Zeitraum ziemlich konstant beibehalten wird. Sie dauert durchweg ca. 3 Monate; im Bereich des Rumpfes für die Kreuzbreite jedoch nur 2 Monate; für die Ohrenlänge und den Oberarm dagegen 4 Monate. Im Wachstum der Schnauzenbreite fehlt eine mittlere Phase. In der Phase des Wachstumsausklangs zieht sich eine oft sehr geringe Intensität unter 1 % manchmal noch über 3 Monate bis zum endgültigen Stillstand hin. Bei dem Wachstum der Ohrenlänge fehlt diese Phase dagegen ganz.

Eine feste Reihenfolge für die Wachstumsintensität der verschiedenen Körperteile läßt sich nicht aufstellen, wie sich auch die Wachstumsendpunkte der einzelnen Körperabschnitte nach der Zeit von Tier zu Tier ändern. Nur ganz wenige Maße nehmen einen festen Platz in der Abfolge ein. Es sind dies Gewicht und Ohrenlänge, die immer an erster und zweiter Stelle stehen, und die Schnauzenbreite, die nicht nur die kürzeste Wachstumszeit, sondern auch den geringsten relativen Zuwachs hat und somit stets an letzter Stelle rangiert.

2. Der Barsoi als Vertreter einer großen, schlanken Rasse

a. Wachstumsablauf in der Zeit

Stellen die Kleinpudel ein Beispiel einer mittelgroßen Rasse dar, so sollen an Hand eines Barsoi-Wurfes die Wachstumsverhältnisse einer großen, durch besonders schlanke Proportionen auffallende Hunderasse untersucht werden. Der Wurf setzt sich aus vier Individuen zusammen, zwei männlichen und zwei weiblichen Tieren. Sie wurden bis zu einem Vierteljahr zu gleichen, dann jedoch nur zu verschiedenen Zeitpunkten und in größeren Abständen gemessen, da sie an verschiedene Besitzer übergingen. Beim Vergleich der Wachstumskurven fällt sofort auf, daß diese innerhalb des Wurfes, im Gegensatz zu den Kleinpudeln, bei fast allen Körpermaßen verhältnismäßig dicht beieinander liegen und vielfach parallel verlaufen. Die Streuungsbreite innerhalb des Wurfes ist recht gering, was auf eine bessere Durchzüchtung der Rasse hinweist. Da die Tiere nach $4^1/_2$ bzw. 6 Monaten nicht mehr gemessen werden konnten, läßt sich über den Zeitpunkt, an dem die endgültige Größe erreicht wird, nichts aussagen. Schneider-Leyer (1960) gibt für den ausgewachsenen Barsoi als Größenmaß eine Widerristhöhe von 75,5 bis 82 cm an. Die Tiere des vorliegenden Wurfes dagegen haben nach 6 Monaten erst eine Widerristhöhe zwischen 65 und 68 cm erlangt. Verfolgt man nun das Wachstum an Hand der Kurven, so läßt sich ganz allgemein sagen: Wie bei den Pudeln liegen die Meßwerte der einzelnen Tiere im Zeitraum des ersten Wachstumsmonats am dichtesten zusammen. Danach weichen sie geringfügig auseinander. Die Kurven zeigen außerdem einen durchweg wesentlich steileren Anstieg, was jedoch nicht immer einer größeren Intensität entspricht, weil bei höheren Ausgangswerten die Kurven bei gleicher Intensität steiler verlaufen und das Wachstum sehr viel länger anhält.

Rumpf (Abb. 8): In Anbetracht der Größe der Rasse verlaufen die Wachstumskurven der Körperlänge sehr steil. Nach 6 Monaten läßt sich noch keine wesentliche Verringerung der Zunahmewerte erkennen. Auch hier gilt, daß ein anfänglich kleines Tier zeitweise oder ganz die Wurfgeschwister im Wachstum überflügeln kann. Für den Kurvenverlauf der übrigen Rumpfmaße gilt das gleiche: das Wachstum dauert insgesamt sehr viel länger als bei den Kleinpudeln. Zu dem Zeitpunkt, an dem sich Brustkorb und Kreuzbreite des Kleinpudels nicht mehr verändern, ist beim Barsoi noch kein Hinweis auf ein baldiges Wachstumsende zu erkennen.

Extremitäten: Beim Barsoi scheinen, wie schon für den Kleinpudel festgestellt wurde,



Abb. 8. Zunahme der Körperlänge

ebenfalls die distalen Teile der Extremitäten zuerst ausgewachsen zu sein. Die Wachstumskurven der Metacarpalia + Phalangen werden nach dem 3. Monat, die der Metatarsalia + Phalangen etwas später deutlich flacher. Die Kurven für Ober- und Unterarm, sowie für Ober- und Unterschenkel zeigen, daß das Wachstum nach $4^1/_2$ Monaten noch nicht wesentlich nachläßt.

Kopf (Abb. 9): Der charakteristisch langgestreckte Kopf des russischen Windhundes wird nicht nur durch ein hohes Kopflängenwachstum hervorgerufen, sondern beruht vor allem auf einem starken Wachstum der Schnauzenlänge. So ergibt sich z. B. für die absoluten Zunahmen der Kopflänge und -breite des Barsoi vom 30. bis 137. Tag ein Verhältnis von ungefähr 3:1. Für den Kleinpudel lautet es im gleichen Zeitraum etwa 2,3:1. Das Verhältnis der Zunahme von Schnauzenlänge und -breite dagegen ist für den Barsoi doppelt so hoch, nämlich 6:1, beim Kleinpudel beträgt es nur 3,4:1. Das Schnauzenwachstum des Barsoi zeigt außerdem die Besonderheit, daß schon bei der Geburt die Schnauze länger als breit ist, während bei den anderen Hunderassen bis zum Alter von einem Monat die Schnauzenbreite die Schnauzenlänge übertrifft. Die Ohren scheinen auch bei dieser Rasse früh ausgewachsen zu sein, da die Wachstumskurven nach $2^1/_2$ Monaten schon recht flach verlaufen, also nur noch eine geringe Zunahme stattfindet.

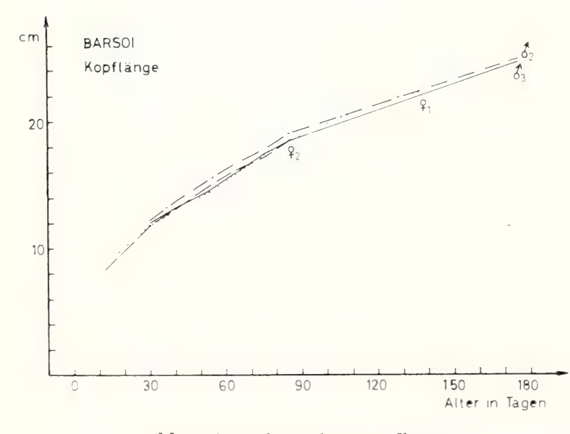


Abb. 9. Zunahme der Kopflänge

b. Wachstumsintensität (Abb. 10)

Bei der Untersuchung des Wachstums auf seine Intensität muß gleich zu Anfang gesagt werden, daß aus dem vorliegenden Material keine so klare Glie-

derung herauszulesen ist wie bei den Kleinpudeln, da die Meßreihen zum Teil zu spät begonnen und bei sämtlichen Körpermaßen nicht lange genug durchgeführt worden sind. Man kann jedoch feststellen, daß der Barsoi sein postembryonales Wachstum mit einer Phase geringerer Zunahme beginnt, die etwa die ersten 2 bis 3 Wochen andauert und dann ein erstes Maximum der Intensitätsschwankungen erreicht.

Rumpf: Das Wachstum der Körperlänge weist im Gegensatz zu den Kleinpudeln keine großen Intensitätsschwankungen auf, sondern vollzieht sich im Zeitraum vom 12. bis 93. Tag bei fast allen Tieren recht gleichmäßig. Die Intensität des Schwanzlängenwachstums schwankt dagegen schon stärker. Die Maxima liegen hier zwischen dem 40. und 90. Tag.

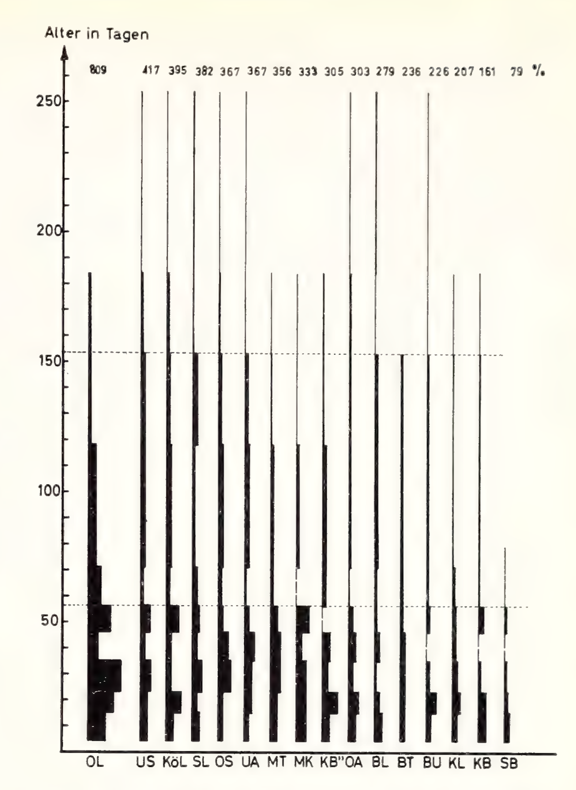


Abb. 10. Verlauf der Wachstumsintensität verschiedener Körpermaße eines Barsoi (Relativer Gesamtzuwachs in Prozenten) (Abkürzungen s. Abb. 7)

Das Wachstum des Brustkorbes zeigt ebenfalls sehr unterschiedliche Intensitätsgrade. Die Brustlänge erfährt in den ersten 10 Tagen so gut wie keine Veränderung. Die Zunahmewerte von Brustumfang und Brusttiefe sind nur gering. Dieser anfänglichen Ruhephase folgt dann sofort das erste Maximum bis zum 20. Tag. Das gleiche gilt für das Wachstum des Brustumfangs, während bei der Kreuzbreite das Maximum bis zum 30. Tag anhält.

Im allgemeinen kann gesagt werden, daß die Gesamtwachstumsintensität der Körperteile des Barsoi höher ist als beim Kleinpudel. Der Barsoi wächst also schneller und auch längere Zeit. Da sich das Wachstum über einen größeren Zeitraum erstreckt, zieht sich der Wachstumsabschnitt, der die größten Intensitätsschwankungen aufweist, mindestens über 150 Tage hin, während er beim Pudel nur 56 Tage beträgt.

Extremitäten: Sowohl die distalen Teile der Vorderextremität als auch die der Hinterextremität des Barsoi zeigen zunächst wie bei den Pudeln das intensivste Wachstum. Der Unterarm wächst auch beim Barsoi sehr bald stärker als der Oberarm, übertrifft aber bis zum 150. Tag den Prozentsatz der Gesamtintensität der Metacarpalia nicht, obwohl diese nach 4 Monaten in der durchschnittlichen Tageszunahme an letzter Stelle stehen. Im Verband der Hinterextremität hält der Wachstumsvorsprung der Metatarsalia bis zum 93. Tag an. Erst dann wachsen Ober- und Unterschenkel stärker. Wie auch beim Pudel nimmt das Gesamtwachstum des Unterschenkels schließlich den ersten Platz ein.

Kopf: Unter den Kopfmaßen zeigt wiederum die Ohrenlänge die höchsten Zuwachsraten. Bereits nach 77 Tagen (~ 2½ Monate) ist eine erhebliche Verminderung der Intensität zu erkennen, die sich nach insgesamt 120 Tagen wieder erhöht, so daß

nicht mit Bestimmtheit gesagt werden kann, ob die Ohren wie beim Pudel, bei dem sie durchschnittlich nach 120 Tagen als „fertig“ bezeichnet werden können, schon relativ früh ausgewachsen sind. Die Wahrscheinlichkeit ist aber doch recht groß.

Während das Kopflängenwachstum des Kleinpudels in den ersten beiden Monaten nach der Geburt seine größte Intensität entwickelt, dauert dieser Abschnitt beim Barsoi etwa 4 Monate.

Die Kopfbreite erreicht bei beiden Rassen in den ersten Wochen ihr Wachstumsmaximum. Beim Kleinpudel ist sie nach 5 Monaten ausgewachsen. Die Wachstumskurve des Barsoi steigt dagegen noch weiter an.

Nach der Ohrenlänge hat die Schnauzenlänge des Barsoi, wie auch beim Kleinpudel, im Bereich der Kopfmaße den höchsten relativen Gesamtzuwachs zu verzeichnen. Es treten in Abständen größere Intensitätsschwankungen auf, so daß sich nicht mit Bestimmtheit sagen läßt, ob die geringe relative Zunahme nach 4 Monaten bereits den Wachstumsausklang einleitet. Da das Längenwachstum der Pudelschnauze erst nach 5 Monaten die letzte Phase erreicht, in der nur noch minimale Zunahme erfolgt, ist anzunehmen, daß das Wachstum der Schnauzenlänge beim Barsoi noch weiter anhält.

Die Breite der Schnauze nimmt nach der Geburt nur noch wenig zu. Nach 3 Monaten scheint sie endgültig festzuliegen, beim Pudel bereits nach 2 Monaten. Mit nur rd. 60 % (!) steht das Wachstum der Schnauzenbreite auch bei dieser Rasse an letzter Stelle sowohl unter den Kopfmaßen als auch im gesamten Körperwachstum.

3. Der Langhaardackel als Vertreter einer kurzbeinigen Rasse

Eine in bezug auf den Wachstumsverlauf interessante Rasse scheinen die Dackel zu sein. Leider sind die Meßdaten im vorhandenen Material so unvollständig, daß sich nur ein Tier zur Auswertung eignet. Es wurde vom 21. bis 142. Tag nach der Geburt in Abständen von etwa 12 Tagen gemessen. Über das Anfangswachstum läßt sich deshalb nichts aussagen. Was nun den Langhaardackel, um einen solchen handelt es sich hier, von den vorher beschriebenen Rassen in seinem Wachstumsablauf unterscheidet, ist Folgendes: Das Wachstum vollzieht sich nicht kontinuierlich – wenn auch mit wechselnder Intensität – wie bei den vorher behandelten Rassen, sondern es erfolgt schubweise, d. h., eine Wachstumsphase wird abgelöst von einer Wachstumspause, in der nur eine minimale oder gar keine Zunahme zu verzeichnen ist. Betrachtet man daraufhin das Wachstum der einzelnen Körperabschnitte, so ergibt sich folgendes Bild:

Körperlänge (Abb. 12): Im Wachstum der Körperlänge ist bis zu 3½ Monaten keine Stagnation eingetreten. Von da ab jedoch ist der Wachstumsvorgang sehr verlangsamt. In relativen Zunahmewerten ausgedrückt, ist die Wachstumsintensität von 1,2 % (88. bis 110. Tag) auf 0,2 % pro Tag gesunken. Dieser letzte Wert bleibt bis zum Ende der Messungen (142. Tag) etwa konstant. Ob danach wieder eine Phase vermehrten Wachstums einsetzt, läßt sich aus dem vorliegenden Material nicht ablesen. Der nur noch geringe Anstieg der Wachstumsziffern kann aber andererseits vielleicht schon als Endphase des Längenwachstums gedeutet werden. SCHNEIDER-LEYER (1960) gibt für den Langhaardackel eine Widerristhöhe von 20 bis 25 cm an. Das untersuchte Tier hat mit 4¾ Monaten eine Widerristhöhe von 19,5 cm erreicht.

Schwanzlänge: Das Schwanzlängenwachstum dagegen zeigt deutlich zwei Stagnationsphasen. Die erste dauert vom 77. bis 100. Tag, also fast einen Monat lang. In ihr tritt zwar kein völliger Stillstand ein, die absolute Zunahme von 0,4 cm in diesem Zeitraum ist jedoch so minimal, daß von einer Stagnation gesprochen werden kann. Die zweite Phase, diesmal völliger Wachstumsruhe liegt zwischen dem 110. und 130. Tag nach der Geburt. Die den Stillstandsphasen folgenden Abschnitte betragen nur 10 bzw. 12 Tage und zeigen jeweils die gleiche relative hohe Wachstumsintensität.

Extremitäten (Abb. 13): Im Wachstum der Extremitäten lassen sich ebenfalls Schübe

erkennen, die jedoch in den einzelnen Teilen keineswegs koordiniert erfolgen. So tritt der erste Wachstumsstopp beim Oberarm zwischen dem 55. und dem 88. Tag auf. Beim Unterarm ist eine starke Herabsetzung der Zuwachsrate schon zwischen dem 36. und 55. Tag zu verzeichnen, bei den Metacarpalia + Phalangen dagegen erst zwischen dem 88. und 100. Tag. Das Oberarmwachstum stagniert weiterhin zwischen dem 100. und 122. Tag und noch einmal zum Ende der Meßreihe, nämlich zwischen dem 130. und 142. Tag. Ob der Oberarm zu dem Zeitpunkt bereits ausgewachsen ist, läßt sich nicht eindeutig entscheiden. Beim Kleinpudel ist er zwischen $4^1/_2$ und 6 Monaten „fertig". Beim Unterarm erfolgt der nächste Stillstand vom 77. zum 88. Tag, läuft also noch teilweise mit dem ersten Aussetzen des Oberarmwachstums parallel. Eine dritte Wachstumsruhe beginnt gleichzeitig mit der zweiten des Oberarms am 100. Tag, endet aber schon nach 10 Tagen. Eine endgültige Verringerung des Unterarmwachstums scheint dann nach 122 Tagen einzusetzen. Schließt man daraus, daß der Oberarm nach $4^1/_2$ Monaten ausgewachsen ist, so würde dies auch für den Unterarm gelten. Bei den Kleinpudeln wächst der Unterarm längere Zeit als der Oberarm. Der Wachstumsabschluß liegt dort zwischen dem 6. und 8. Monat. Bei den Metacarpalia des Langhaardackels zeigt sich eine Wachstumsverminderung schon deutlich nach $3^1/_2$ Monaten. Sie dürften bereits nach 4 Monaten ausgewachsen sein, also auch früher als Ober- und Unterarm. Ähnlich liegen die Wachstumsverhältnisse in der Hinterextremität. Im Oberschenkelwachstum treten zwei kurze Phasen geringster Zunahme auf, einmal vom 36. bis 55. Tag, parallel zum Unterarm, zum anderen vom 77. bis 88. Tag. Nach dem 122. Tag setzt dann das Wachstum sprunghaft aus, obwohl in dem vorhergehenden Zeitraum noch eine recht intensive Zunahme erfolgte. Man könnte danach annehmen, daß es sich hier nicht um das Wachstumsende, sondern um eine erneute Stagnationsphase handelt. Es ist jedoch nicht ausgeschlossen, daß das Wachstum abrupt, ähnlich wie bei den Ruhephasen, abbricht.

Im Unterschenkelwachstum zeigt sich das gleiche Phänomen. Nach einer Phase erhöhter Intensität tritt zwischen den beiden letzten Messungen ein plötzlicher Stillstand ein. Zwei Phasen sehr herabgesetzten Wachstums liegen zwischen dem 55. und 77. Tag und dem 110. und 122. Tag, während vom 88. bis 100. Tag eine völlige Stagnation eintritt. Ober- und Unterschenkel bei den Kleinpudeln sind durchschnittlich nach 6 Monaten ausgewachsen.

Im Wachstum der Metatarsalia + Phalangen wird, wie bei den distalen Teilen der Vorderextremität, nur eine Phase sehr verminderten Wachstums sichtbar. Sie dauert vom 77. bis 100. Tag, ist also doppelt so lang wie die entsprechende im Wachstumsverlauf der Metacarpalia. Vom 110. Tag an hört das Wachstum so gut wie ganz auf, was dem frühesten Zeitpunkt bei den Kleinpudeln entspricht. Damit kann auch für den Langhaardackel der Schluß gezogen werden, daß die distalen Teile der Extremitäten zuerst ausgewachsen sind.

Kopf (Abb. 14—16): Die Kopfmaße zeigen ebenfalls dieses sprunghafte Wachstum.

Die Ohren weisen wie bei den anderen Rassen die höchste relative Wachstumszunahme unter allen Körperteilen auf, nur daß sie beim Langhaardackel in Schüben erreicht wird. So setzt nach $2^1/_2$ Monaten das Wachstum für die Dauer fast eines Monats (77. bis 100. Tag) aus. Die darauffolgenden 10 Tage sind gekennzeichnet durch ein erneutes intensives Wachstum, das wiederum plötzlich abbricht und einer neuen Phase völligen Stillstandes (110. bis 130. Tag) Raum gibt. Danach erfolgt nochmals ein Wachstumsschub, der jedoch nicht mehr ganz so stark ist wie der vorhergegangene.

Bei der Kopflänge dagegen kann man fast schon wieder von einem kontinuierlichen Wachstum sprechen. Allerdings ist die Zunahme zwischen dem 55. und 77. Tag nur minimal. Es folgt danach aber keine ausgesprochen hohe Zuwachsquote wie für gewöhnlich nach einer Zeit der Wachstumsruhe (Abb. 14).

Auch das Wachstum der Kopfbreite zeigt kein absolutes Ruhestadium. Vom 77. bis

100. Tag läßt es erheblich nach, steigt bis zum 110. Tag noch einmal an und klingt danach allmählich aus. Der Zeitpunkt des Wachstumsendes liegt vergleichsweise bei den Kleinpudeln zwischen dem 2. und 4. Monat (Abb. 15).

Die Schnauzenlänge entwickelt sich bis zu 3³/₄ Monaten fast kontinuierlich und hat dann vom 110. bis 122. Tag eine Phase minimaler Zunahme. Hierauf folgt ein Abschnitt von einer Woche Dauer, in dem die im gesamten Längenwachstum der Schnauze höchste Zuwachsrate von 2,7 % pro Tag erreicht wird. Über das Wachstumsende läßt sich keine Aussage machen. Bei den Kleinpudeln liegt es zwischen dem 4. und 6. Monat (Abb. 16).

Die Schnauzenbreite kann bereits bei der Geburt als fast ausgewachsen gelten. Innerhalb der ersten 4 Monate hat sie nur um 0,8 cm = 38 % (!) zugenommen; danach erfolgt bis zum 142. Tag kein Wachstum mehr. Auch bei den vorher besprochenen Rassen hatte die Schnauzenbreite das geringste und kürzeste Wachstum: Barsoi — 3 Monate, Kleinpudel — 2 Monate.

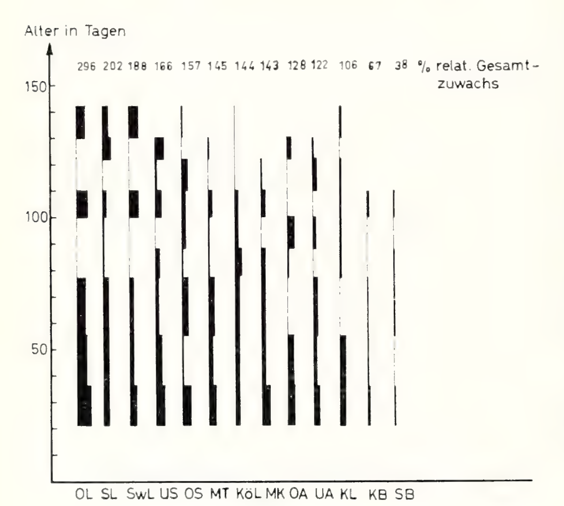


Abb. 11. Verlauf der Wachstumsintensität verschiedener Körpermaße eines Langhaardackels (Relativer Gesamtzuwachs in Prozenten) (Abkürzg. s. Abb. 7)

Allgemein läßt sich festhalten: Auf die Stillstandsphasen folgt in den meisten Fällen ein intensiviertes Wachstum. Die Stagnationen treten jedoch in den einzelnen Körperabschnitten kaum parallel auf. Nur das Wachstum der Schwanzlänge und der Ohrenlänge stimmt in den abwechselnden Phasen völlig überein. Im Extremitätenwachstum treten teilweise Überschneidungen der Ruhestadien ein.

Zur besseren Übersicht sei auch hier eine graphische Darstellung des Verlaufes der Wachstumsintensität der verschiedenen Körpermaße gegeben (Abb. 11).

Ob das Phänomen eines Wachstums in Schüben, wie es der untersuchte Langhaardackel deutlich erkennen läßt, für die Rasse der Dackel allgemein Gültigkeit besitzt, kann hier nicht entschieden werden. Es erscheint deshalb wichtig, weitere Untersuchungen darüber anzustellen. Nur so können allgemeine Einsichten in die Eigenart der Dackel gewonnen werden.

4. Charakteristische Wachstumsabläufe von Airedaleterrier, Barsoi, Chow-Chow, Irish Setter, Kleinpudel, Langhaardackel, Rottweiler und Wolfsspitz zwischen dem 30. und 120. Tag nach der Geburt

Das Wachstum der übrigen vermessenen Haushundrassen soll an Hand der wichtigsten Körpermaße verglichen werden. Da die Meßreihen vielfach nicht gleich nach der Geburt begonnen worden sind, und entsprechend dem Entgegenkommen der verschiedenen Züchter, nach recht unterschiedlichen Zeitabschnitten enden, konnte für eine Gegenüberstellung nur die Zeitspanne vom 30. bis 120. Tag, also vom 1. bis zum 4. Monat nach der Geburt gewählt werden. Die ersten 4 Monate gehören jedoch zur Hauptwachstumsperiode, so daß sich schon Aussagen über Ähnlichkeit oder grundsätzliche

Abweichungen im Wachstumsverlauf der vermessenen Hunderassen machen lassen. Für den Vergleich wurden jeweils die Wachstumskurven eines Tieres mit mittleren Werten ausgewählt.

Körperlänge (Abb. 12): Wie innerhalb eines Wurfes, so behält auch unter den Haushundrassen ein anfänglich großer Vertreter nicht immer seinen Platz in der Reihenfolge bei. So nimmt unter den mir zur Verfügung stehenden Daten der einzelnen Rassen in den ersten $1^3/_4$ Monaten der Rottweiler die erste Stelle ein. Er wird danach jedoch vom Barsoi erheblich an Körperlänge übertroffen. Der Barsoi wächst also schneller als der Rottweiler. Ähnlich verhalten sich Chow-Chow und Wolfsspitz. Langhaardackel und Kleinpudel wachsen in der Körperlänge auffällig ungleichmäßig.

Aus den aufgeführten Kurven des Längenwachstums lassen sich drei Gruppen bilden:

1. Große Rassen: Barsoi, Airedaleterrier, Rottweiler, Irish Setter
2. Mittelgroße Rassen: Wolfsspitz, Chow-Chow
3. Kleinere Rassen: Kleinpudel, Langhaardackel

Ob diese Gruppierung bei allen Körpermaßen eingehalten wird, soll in den späteren Abschnitten untersucht werden.

Vergleicht man das Längenwachstum der im ausgewachsenen Zustand kleinsten und größten Rasse, des Langhaardackels und des Barsoi, miteinander, ergibt sich folgendes: Weichen die absoluten Werte im Alter von einem Monat um 10 cm voneinander ab, so hat sich diese Differenz nach 4 Monaten bereits verdreifacht. Es tritt also zwischen Barsoi und Langhaardackel im Zeitraum vom 1. bis 4. Monat eine erhebliche Proportionsverschiebung in der Körperlänge auf, die durch das schnellere Wachstum des Barsoi hervorgerufen wird.

Vorderextremität (Abb. 13): Da die einzelnen Abschnitte der Vorderextremität bei den vermessenen Rassen

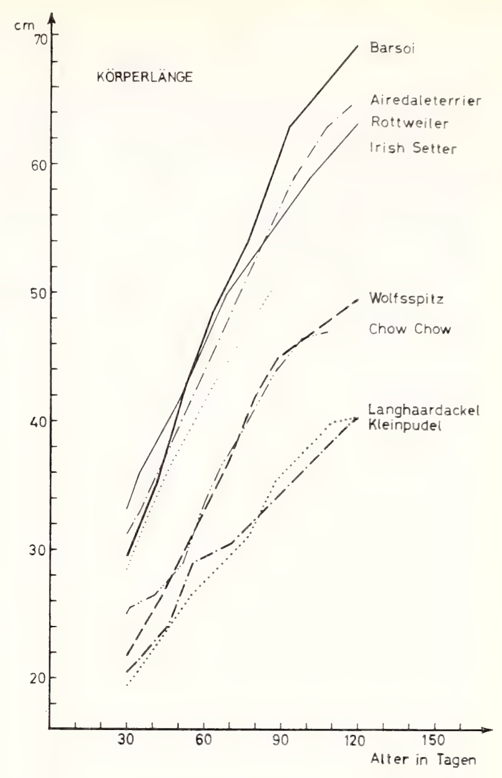


Abb. 12. Zunahme der Körperlänge einiger Haushundrassen

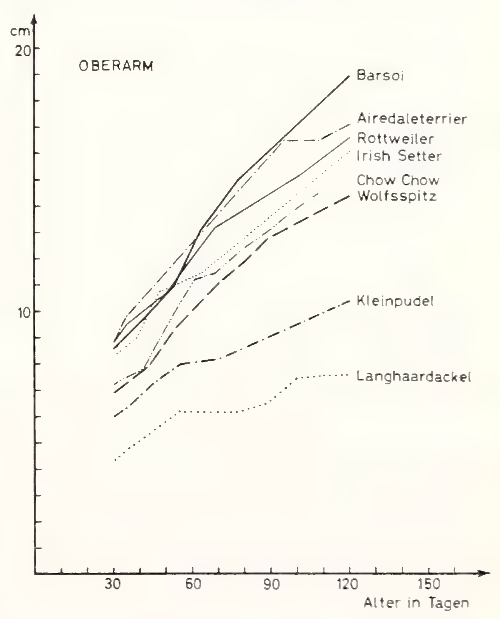


Abb. 13. Wachstum des Oberarms bei einigen Haushundrassen

in ihrem Wachstumsverlauf im wesentlichen keine großen Unterschiede zeigen, seien sie hier zusammen beschrieben.

Daß eine Rasse die andere im Wachstum überholt, gilt auch hier bei den Extremitäten. Während die mittleren und kleinen Rassen (Chow-Chow, Wolfsspitz, Kleinpudel, Langhaardackel) in allen drei Abschnitten der Vorderextremität ihre Reihenfolge im dargestellten Zeitraum beibehalten, ändert sie sich bei den großen Rassen. Liegen z. B. im Alter von einem Monat Airedaleterrier und Rottweiler im Oberarmwachstum mit ihren Werten über dem des Barsoi, so erreicht bereits nach dem 2. Monat der Barsoi den absolut höchsten Wert.

Im Unterarmwachstum wird der Barsoi bis zum 2. Monat ebenfalls vom Rottweiler und anfänglich auch vom Airedaleterrier übertroffen. Nach 4 Monaten ergibt sich jedoch wieder die gleiche Reihenfolge wie bei den Werten des Oberarmes. Sie wiederholt sich auch im Wachstum der Metacarpalia + Phalangen mit der Ausnahme, daß der Rottweiler nach 4 Monaten an die zweite Stelle gerückt ist. Wie aus dem weiteren Verlauf einiger hier nicht aufgeführter Kurven zu ersehen ist, scheint die Feststellung, daß die distalen Teile zuerst ausgewachsen sind, für alle Rassen Gültigkeit zu besitzen.

Hinterextremität: Auch der Wachstumsablauf der einzelnen Abschnitte der Hinterextremität soll nicht streng gegliedert behandelt werden. Nach dem 2. Lebensmonat hat auch hier der Barsoi in allen drei Teilabschnitten die höchsten absoluten Werte aufzuweisen. Bis dahin übertreffen nur der Rottweiler und anfangs noch der Irish Setter in ihrer Oberschenkellänge den Barsoi. Ein recht ausgeprägtes Oberschenkelwachstum läßt der Chow-Chow erkennen. Vom 45. bis 75. Tag liegt seine Wachstumskurve über der des Airedaleterriers. Am 50. Tag schneidet sie auch die des Irish Setter und verläuft bis zum 110. Tag über jener. Die Wachstumskurven des Oberschenkels wie auch des Unterschenkels und der Metatarsalia + Phalangen von Langhaardackel und Kleinpudel verlaufen ohne Überschneidungen. Im Unterschenkelwachstum wird der Barsoi bis zum 2. Monat ebenfalls vom Rottweiler und vom Airedaleterrier bis zu $1^1/_2$ Monaten übertroffen. Rottweiler, Irish Setter und Airedaleterrier liegen wie auch beim Oberschenkelwachstum mit ihren Werten am Ende des 4. Monats sehr dicht beieinander.

Die Größenordnung im Wachstum der Metatarsalia + Phalangen weicht nicht wesentlich von den vorherigen ab. Auch hier zeigt bis zum 2. Monat der Rottweiler die höchsten Werte. Er wird dann allerdings vom Barsoi überholt. Bei Rottweiler und Airedaleterrier beginnt nach 4 Monaten die Phase des Wachstumsausklangs. Das gleiche gilt für die Metatarsalia des Wolfsspitzes, bei denen diese Phase um den 125. Tag einsetzt. Der Wachstumsstillstand beim Langhaardackel vom 110. bis 122. Tag ist noch nicht endgültig. Nach dieser Stagnation erfolgt ein erneuter Wachstumsschub. Im Vergleich zu Ober- und Unterschenkel scheinen somit die Metatarsalia + Phalangen wiederum bei allen Rassen zuerst ausgewachsen zu sein.

Eine Gruppierung der Rassen läßt sich auch im Extremitätenwachstum erkennen. Sie entspricht jedoch nicht ganz der des Körperlängenwachstums. Chow-Chow und Wolfsspitz, die dort die mittlere Gruppe bilden, nähern sich im Wachstum der Vorder- und der Hinterextremität der Gruppe der großen Rassen. Der Kleinpudel ist hier in die Mittelstellung gerückt und die dritte Gruppe umfaßt nur den Langhaardackel.

Als Beispiel für Proportionsverschiebungen im Wachstumsablauf unterschiedlicher Rassen seien die Verhältnisse im Extremitätenwachstum von Barsoi und Rottweiler angeführt: Am 30. Tag nach der Geburt sind sämtliche Extremitätenabschnitte des Rottweilers länger als die des Barsoi. Dieser erreicht etwa am 60. Tag die gleichen Werte wie der Rottweiler zu diesem Zeitpunkt. Infolge weit intensiveren Wachstums liegen dann am 120. Tag die Werte des Barsoi wesentlich höher als die des Rottweilers. Das bedeutet: die Teile der Barsoi-Extremitäten wachsen in dem Zeitraum vom 1. bis 4. Monat so stark, daß sie nicht nur den Vorsprung des Rottweilers in diesen Abschnitten einholen, sondern am Ende seine Werte bei weitem übertreffen.

Im Wachstum des Unterschenkels liegt am 30. Tag bei beiden Rassen etwa die gleiche Ausgangsbasis vor. Bis zum 60. Tag zeigt der Rottweiler das stärkere Wachstum, dann entwickelt der Barsoi die größere Wachstumsintensität, so daß er am 120. Tag mit seinen Werten weit über denen des Rottweilers liegt.

An dem ausgewählten Beispiel zeigt sich also, daß die Proportionsunterschiede, die ausgewachsene Tiere verschiedener Rassen aufweisen, nicht in allen Körperabschnitten schon von der Geburt an gegeben zu sein brauchen, sondern daß die Welpen vielmehr in einem anderen Proportionsverhältnis zueinander stehen können als später die ausgewachsenen Tiere.

Kopflänge (Abb. 14): Bei einem Vergleich des Kopflängenwachstums fällt auf, daß kaum Überschneidungen vorkommen. Der Barsoi mit seinem charakteristisch langgestreckten Kopf weist schon vom 1. Monat an die höchsten Werte auf. Auch der Airedaleterrier zeichnet sich im ausgewachsenen Zustand durch einen langgestreckten Kopf aus. So nimmt er nach 2½ Monaten unter den aufgeführten Rassen den zweiten Platz ein. Der Rottweiler dagegen zeigt bis zu 2½ Monaten ein dem Barsoi nicht sehr viel nachstehendes Kopflängenwachstum, bleibt danach jedoch auch noch hinter dem des Airedaleterriers zurück. Die Kopflänge des Irish Setter zeigt bis zu 1½ Monaten etwa die gleichen Werte wie der Rottweiler. Danach ist die Zunahme geringer. Das Kopflängenwachstum der mittleren und kleinen Rassen verläuft bis auf einen Fall ohne Überschneidungen. Kleinpudel und Langhaardackel liegen in ihren Werten im Gegensatz zum Extremitätenwachstum dicht beieinander; eine Feststellung, die bei einer Gegenüberstellung der beiden Rassen im ausgewachsenen Zustand ins Auge fällt.

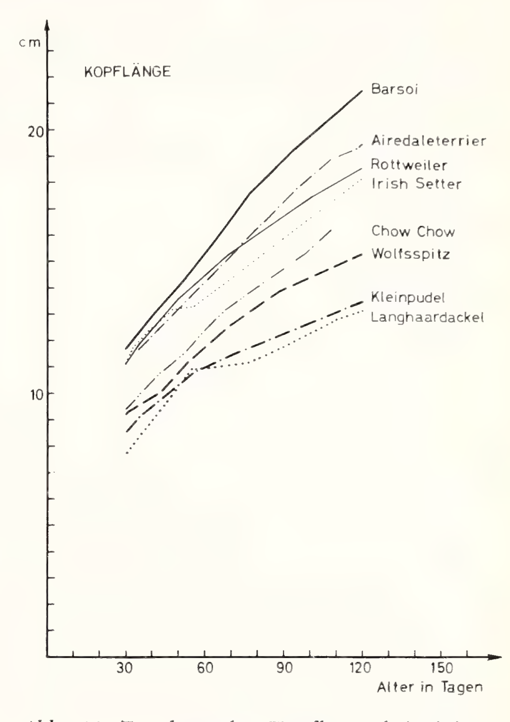


Abb. 14. Zunahme der Kopflänge bei einigen Haushundrassen

Kopfbreite (Abb. 15): Da sich die Kopfbreite nach der Geburt nur noch wenig verändert, verlaufen die Kurven der einzelnen Rassevertreter fast parallel und nur in geringen Abständen voneinander. Der gedrungene Kopf des Rottweilers wird vor allem durch die außergewöhnliche Breite hervorgerufen. So verläuft die Wachstumskurve in verhältnismäßig großem Abstand zu denen der übrigen Rassen.

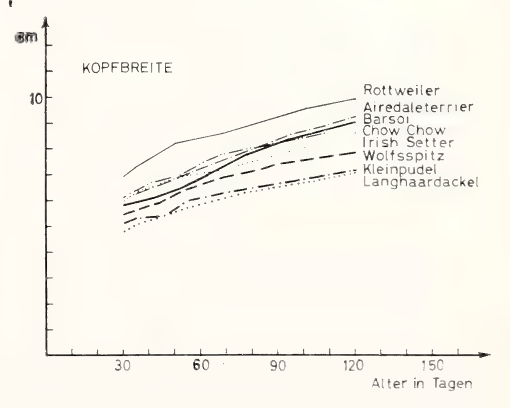


Abb. 15. Zunahme der Kopfbreite bei einigen Haushundrassen

Schnauzenlänge (Abb. 16): Aus dem Kurvenbild der Schnauzenlänge fällt

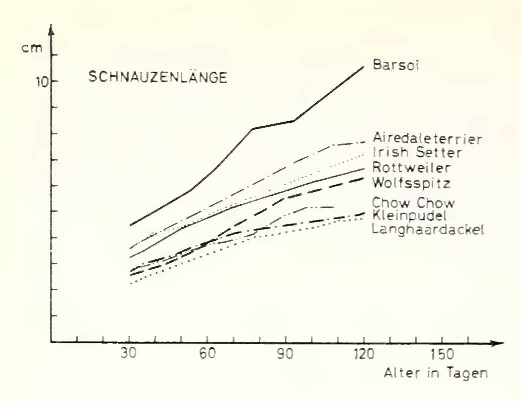


Abb. 16. Zunahme der Schnauzenlänge bei einigen Haushundrassen

die Wachstumskurve des Barsoi völlig heraus. Die langgestreckte Kopfform des Barsoi wird schon im Alter von 30 Tagen in der Hauptsache durch die lange Schnauze hervorgerufen, deren Wachstumsintensität in dem beobachteten Zeitraum bis zu 120 Tagen diejenigen der übrigen untersuchten Rassen weit übertrifft. Der Wolfsspitz, dessen Schnauze im Alter von einem Monat noch kürzer ist als die von Chow-Chow und Kleinpudel, hat beide durch verstärktes Wachstum nach dem 2. Monat eingeholt und nähert sich dann in seinen Werten den großen Rassen. Die Werte für die Schnauzenlänge des Rottweilers liegen vom 1. bis 4. Monat noch unter denen des Airedaleterriers und des Irish Setter. Die Gedrungenheit der Kopfform wird demnach auch noch durch eine verhältnismäßig kurze Schnauze unterstrichen. Die Gruppierung, wie sie sich für das Wachstum der Körperlänge und der Extremitäten ergibt, ist im Kopfwachstum nicht so ausgeprägt. Hier sind die Übergänge fließend.

Ein Charakteristikum der Dachshunde sind die kurzen Beine. Betrachtet man die Vergleichskurven der verschiedenen Rassen, so fällt auf, daß im Körperlängen- und Kopfwachstum die Kurven vom Kleinpudel und Langhaardackel ziemlich dicht nebeneinander verlaufen, vom 1. bis 4. Monat also etwa gleiche Proportionen gegeben sind. Im Extremitätenwachstum tritt dagegen der Unterschied klar hervor. Es ist nun zu prüfen, ob die Kurve der Extremitäten beim Langhaardackel gleichmäßig durch geringeres Wachstum aller Teilabschnitte hervorgerufen wird, oder ob Unterschiede bestehen.

Es ergibt sich im Vergleich zum Kleinpudel im Wachstum der Vorderextremität folgendes: Nicht alle Teile der Vorderextremität des Langhaardackels bleiben im Wachstum gleichmäßig hinter denen des Kleinpudels zurück. Am größten ist die Differenz der Unter- und Oberarmwerte der beiden Rassen, während die Metacarpalia + Phalangen des Pudels nur wenig länger sind als die des Langhaardackels. Im Verband der Hinterextremität besteht wiederum der geringste Unterschied zwischen den distalen Teilen. Er ist jedoch größer als bei der Vorderextremität. Beim Unterschenkelwachstum weichen die Werte weiter auseinander. Die Differenz liegt etwa in der Größenordnung wie bei den Unterarmwerten. Am kürzesten ist jedoch im Vergleich zum Kleinpudel der Oberschenkel des Langhaardackels. Es ist also hervorzuheben, daß die Proportionsunterschiede der Extremitäten dieser beiden Rassen nicht auf gleicher Verkürzung aller Extremitätenteile des Langhaardackels beruhen, sondern daß die Abschnitte verschieden stark von denen des Kleinpudels abweichen und vor allem auch noch in der Vorder- und Hinterextremität Unterschiede aufweisen.

Zusammenfassung

Die Untersuchungen über das Wachstum der Kleinpudel ergaben, daß sowohl die Wachstumsdauer der einzelnen Körperabschnitte bei verschiedenen Individuen als auch die Endgrößen eine erhebliche Variationsbreite zeigen können. „Riesen“ und „Zwerge“ unter *Wurf*geschwistern lassen sich meist erst zwei Monate nach der Geburt mit Sicherheit als solche ansprechen, da vorher im Abschnitt des intensivsten Wachstums die Tiere mit ihren Werten noch ziemlich dicht beieinander liegen, und so durch unterschiedliche Zuwachsraten ein Wechsel in der Größenordnung noch leicht möglich ist. Ein Tier wird im allgemeinen zu einem „Riesen“ in erster Linie nicht unbedingt durch eine längere Wachstumszeit, sondern durch intensiveres Wachstum. Ebenso bleibt ein Tier ein „Zwerg“ meist nicht durch einen früheren Wachstumsabschluß; bei mehre-

ren „Zwergen" erstreckte sich vielmehr das Wachstum über einen längeren Zeitraum als bei den großen Wurfgeschwistern, d. h., eine sehr viel geringere Wachstumsintensität ist der Hauptgrund für den Kleinwuchs. Durch ein frühzeitigeres Wachstumsende kann dieser noch verstärkt werden.

Die Wachstumszunahmen schwanken, wie aus den Kurven ersichtlich, mehr oder minder stark. Nicht immer läßt sich eine Korrelation der Maxima und Minima bei den einzelnen Körperabschnitten erkennen. So ist z. B. bei einem Wachstumsstillstand innerhalb eines Körpermaßes nur selten ein Parallelverhalten anderer Körpermaße zu finden. Einer Stagnation folgt im allgemeinen eine verstärkte Wachstumsphase. Ein besonders deutliches schubweises Wachstum zeigte der Langhaardackel. Da für die Auswertung jedoch nur ein Tier zur Verfügung stand, ist es nötig, für eine etwaige Generalisierung weitere Tiere in ihrem Wachstumsablauf zu untersuchen.

Die Frage nach der Länge der Wachstumsdauer der einzelnen Körperabschnitte kann dahingehend beantwortet werden: Betrachtet man Vorder- und Hinterextremitäten in ihrer Gesamtheit, so sind stets die distalen Abschnitte, Metacarpalia + Phalangen bzw. Metatarsalia + Phalangen, zuerst ausgewachsen.

Im Bereich der Kopfmaße ist die Schnauzenbreite zum frühesten Zeitpunkt vollständig ausgebildet. Mit ihrer relativen geringen Gesamtzunahme steht sie stets an letzter Stelle der Körpermaße. Ebenso liegt der relative Gesamtzunahmewert der Kopfbreite immer an vorletzter Stelle. Im Verhältnis zur Kopflänge erreichen die Ohren in den meisten Fällen am zeitigsten ihren Endwert. Sie haben im Verband der Körpermaße stets die höchste relative Zunahme. Kopflänge und -breite zeigen die Tendenz frühzeitigeren Wachstumsendes bei kleinen Tieren. Die Reihenfolge der übrigen Körpermaße variiert. Unter den Rumpfmaßen zeigen vornehmlich Kreuzbreite und Brusttiefe die kürzeste Wachstumszeit. Die übrigen Körpermaße liegen in ihrem Wachstumsendpunkt etwa gleich. Durch ein ausgesprochen langes Wachstum zeichnen sich normalerweise keine Körperabschnitte aus.

Folgende, beim Kleinpudel ermittelten Ergebnisse des Wachstumsverlaufs können auch bei den anderen Rassen gefunden werden:

a. Die Dauer des Wachstums innerhalb eines Wurfes ist individuell verschieden.
b. Im Wachstumsablauf zeigen sich verschieden starke Intensitätsschwankungen.
c. Die distalen Abschnitte der Extremitäten, Schnauzenbreite und Ohrenlänge sind frühzeitig ausgewachsen. Die höchste relative Gesamtzunahme zeigt die Ohrenlänge, die geringste die Kopf- und Schnauzenbreite in der Abfolge der übrigen Körpermaße.

Das Wachstum der einzelnen Körperabschnitte bei den verschiedenen Rassen zeigt durchweg einen ähnlichen Verlauf (Abb. 12—16), die Intensitätsunterschiede variieren jedoch. Dadurch ergeben sich im Verlaufe des Wachstums Proportionsverschiebungen zwischen einzelnen Rassen, wie sie am Beispiel von Barsoi und Rottweiler aufgezeigt worden sind. Wahrscheinlich kommen Proportionsunterschiede, z. B. in den Extremitäten von Langhaardackel und Kleinpudel vor allem durch verschieden intensives Wachstum zustande und weniger durch verschieden lange Wachstumszeiten.

Die Studien werden im Institut für Haustierkunde der Universität Kiel an verschiedenen Wildcanidenarten und Haushunden weitergeführt. Daher soll auf einen Vergleich der für einige Haushunde ermittelten Befunde mit den Erhebungen an anderen Tierarten sowie auch eine theoretische Ausdeutung noch verzichtet werden.

Summary

An analysis of the growth of different breeds of house-dogs and different individuals of the same breed has revealed that the duration of growth and the intensity of growth differs considerably concerning breeds and individuals. Generally the growth decreases gradually, but growth in batches can also be observed. The batches of growth are not synchronous among the different parts of the body. The various sections of the body complete the growth at different times.

Literatur

Burns, M., 1952: The Genetics of the Dog. CAB Bucks England.

Carstens, P., 1934: Rassenvergleichende Untersuchungen am Hundeskelett. Habil.-Schrift, Hohenheim.

Herre, W., 1961: Der Art- und Rassebegriff. Handbuch der Tierzüchtung, Bd. 3, 1. Halbbd., 1—24.

Klatt, B., 1941, 1944: Kreuzungen an extremen Rassetypen des Hundes. Zeitschr. f. menschliche Vererbungs- und Konstitutionslehre, 25. Bd., 1, 28—93; 28. Bd., 1, 113—158.

Klatt, B., 1942: Ergebnisse extremer Rassenkreuzungen beim Hunde. Die Umschau, Heft 21.

Klatt, B., 1951: Weitere Untersuchungen zur Frage der quantitativen Verschiedenheiten gegensätzlicher Wuchsformtypen beim Hund. Zool. Anz., Bd. 146, 223—240.
Lumer, H., 1940: Evolutionary Allometry in the Skeleton of the domesticated Dog. The American Naturalist, Vol. 74, 439—467.
Schlegel, R. 1912: Die Extremitäten der Caniden, ihre Beziehungen zur Körpersymmetrie und die Verhältnisse ihrer relativen Proportionen. Archiv f. Naturgesch., 78. Jhrg., Abt. A, 11, 1—29.
Schneider-Leyer, E., 1960: Die Hunde der Welt. Zürich—Stuttgart—Wien.
Stockard, Ch., 1941: The Genetic and Endocrinic Basis for Differences in Form and Behavior. Philadelphia.

Anschrift der Verfasserin: Gisela Weise, 21 Hamburg-Harburg, Hugo-Klemm-Straße 13

Der Zebraducker, *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837)

Von Hans-Jürg Kuhn

Aus der Primatologischen Abteilung des Dr. Senckenbergischen Anatomischen Institutes der Universität Frankfurt am Main – Direktor: Professor Dr. D. Starck

Eingang des Ms. 8. 4. 1965

Fünfzehn Arten der Gattung *Cephalophus* H. Smith, 1827, leben in Afrika südlich der Sahara. Unter ihnen nimmt der Zebraducker, *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837), schon durch seinen auffällig quergestreiften Rücken, aber auch durch einige Schädelmerkmale und wegen seiner Tarsalbürste eine Sonderstellung ein. Da der Zebraducker in Sammlungen schlecht vertreten ist, und über sein Freileben kaum etwas bekannt ist, sollen im folgenden einige Beobachtungen zusammengestellt werden, die ich zwischen 1960 und 1963 in Liberia machen konnte.

Von alters her scheinen die Felle des Zebraduckers, nachdem ihnen Kopf und Beine abgeschnitten worden sind, von den Westafrikanern gerne als dekorative Bedeckung von Sitzplätzen verwendet zu werden. Solche flachen Felle sind schon zu Anfang des vorigen Jahrhunderts gelegentlich nach Europa gelangt und wurden dann auch von Zoologen beschrieben (Bennett, 1832; Ogilby, 1837; Gray, 1838). Die Herkunft der Felle blieb entweder unklar oder sie wurde mit Sierra Leone angegeben. Manchmal wußte man nicht einmal, daß der Träger des schönen Felles eine Antilope gewesen war. Die ersten vollständigen Museumsexemplare von *Cephalophus doria* sammelten Büttikofer und Stampfli zwischen 1879 und 1887 in Liberia, und zwar in Hilltown, Ueflah, Soforé-Place, am Du Queah- und Farmington-River. (Die Sammelplätze Büttikofers sind auf der Karte in Kuhn (1965) zu finden). Teilweise wurden diese Tiere von Jentink (1885, 1888) beschrieben. Sie befinden sich heute in den Museen von Leiden, London, Paris, Basel und Wien. Einzelne von den Einheimischen zurechtgeschnittene Felle gelangten auch in die Museen von Washington und Philadelphia (Acad. Nat. Sci. 7919, Northwest Portion of St. Paul's-River District). Pocock (1907) führt zwei flache Felle von "15 to 20 miles West of the Putu-Mountains" in Ost-Liberia in seiner Liste auf. Allen and Coolidge (1930) erwähnen einen Schädel, den sie im Walde bei Kolabanu (Liberia) fanden (Mus. Comp. Zool. Cambridge 24792) und ein flaches Fell aus der „Kulu-Country". Schulz-Kampfhenkel (1937) erhielt ein einzelnes Tier von nördlich von Cobolia in West-Liberia. Von der Elfenbeinküste liegen nur einzelne Nachweise von Zebraduckern in der Literatur vor: Rahm (1961) erwähnt ein

Fell aus dem Westen des Landes („Région du Tai, 1954") unter dem Namen *Cephalophus zebra zebra.* Das American Museum of Natural History in New York besitzt ein von TATE in Georgetown (Elfenbeinküste, Cavally-River) am 2. 4. 1939 gesammeltes männliches Tier (Amer. Mus. Nat. Hist. 89395). BOUET (1954) meint, der Zebraducker komme an der Elfenbeinküste bis zum Bandama-River nach Osten vor, er sammelte Felle bei Tabou. Darüber, wie weit das Verbreitungsgebiet des Zebraduckers nach Westen reicht, liegen in der Literatur keine Angaben vor. Es sind aber in den letzten Jahren sowohl aus Sierra Leone wie aus der Elfenbeinküste und aus Liberia Zebraducker in den Tierhandel gelangt. Einige befinden sich seit 1958 im Zoologischen Garten von Frankfurt (FRÄDRICH, 1964), von wo Exemplare in die Museen von Frankfurt und Darmstadt und an das Anatomische Institut der Universität Frankfurt gelangt sind.

Der Zebraducker ist heute in Liberia keineswegs selten. Im Hochwalde um Freemantown und in den Putu-Mountains ist er beispielsweise neben *Cephalophus maxwelli* und *Cephalophus niger* der häufigste Ducker. Im Nordosten Liberias findet man flache Felle des Zebraduckers eigentlich in jedem Dorfe. Auch in den großen Wäldern südlich von Voinjama ist er nach Beobachtungen von H. GILLMORE (mündliche Mitteilung) recht häufig. An der Küste, wo BÜTTIKOFER vor 80 Jahren seine Zebraducker sammelte, ist die Art heute freilich durch starke Bejagung und durch die Vernichtung des Hochwaldes ganz verschwunden. Die Angabe von JOHNSTON (1906) "not met with close to the coast, but fairly abundant in the hilly regions of the interior. Common in the Kelipo country to the west of the upper Cavally and also on either side of the upper St. Paul's river" ist aber wohl noch heute gültig. Auch wenn fast das gesamte Hinterland von Liberia recht hügelig ist, konnte ich eine besonders enge Bindung des Zebraduckers an bergiges Gelände nicht feststellen, wie sie BÜTTIKOFER und JOHNSTON annehmen. Auch der von BÜTTIKOFER (1890) und JOHNSTON (1907) angegebene liberianische Name für den Zebraducker "mountain deer" wird heute in den Gegenden, in denen beide Arten vorkommen, nur für *Cephalophus ogilbyi brookei* verwendet, während der Zebraducker aus mir ganz unerfindlichen Gründen allgemein "market deer" genannt wird. *Cephalophus doria* scheint an zusammenhängende Hochwaldflächen gebunden zu sein. Nach Aussagen der liberianischen Jäger begleitet er oft eine Horde von Rotschwarzen Stummelaffen *(Procolobus badius badius)* oder Diana-Meerkatzen *(Cercopithecus d. diana),* um Blätter und Früchte aufzunehmen, die diese Affen aus den Baumwipfeln fallen lassen. Meist wird ein Zebraducker einzeln angetroffen. In Duotown erhielt ich aber einmal drei Tiere gleichzeitig von einem Jäger, der sie zusammen angetroffen haben will. Bemerkenswert und ökologisch vorerst gar nicht zu erklären ist, daß der Zebraducker an manchen Stellen im liberianischen Hinterlande völlig fehlt. Im Saniquellie-District der nördlichen Central Province von Liberia kennen die Gios und Manos den "nomo" kaum. In Biple wurde mir als große Seltenheit ein Fell gezeigt, welches aus der Umgebung der Stadt stammen sollte. Dagegen besteht in der Nähe von Towai-Town, nur etwa 25 Kilometer südlich von Biple, ein isoliertes Vorkommen, in dem der "no" häufig sein soll. Ich erhielt dort auf einmal mehrere recht frische Felle. Wiederum 25 Kilometer südöstlich von Towai-Town, in Kpeaple, fehlte der Zebraducker nach den umfangreichen Schädelsammlungen von Herrn Dr. HIMMELHEBER aus dieser Stadt fast ganz.

Es ist interessant, daß der Zebraducker nicht östlich der Flüsse Sassandra oder Bandama an der mittleren Elfenbeinküste vorkommt. Denn für viele streng an den Hochwald gebundene Säuger Westafrikas *(Cercopithecidae, Epixerus ebii* usw.) liegt im Bereiche dieser Flüsse eine Trennungslinie oder Übergangszone zwischen einer westlichen und einer östlichen Unterart. Wir können daraus schließen, daß hier einmal ein Hindernis für den Genaustausch innerhalb dieser Arten bestanden hat. Wahrscheinlich war hier einmal die Savanne bis zum Meere vorgedrungen wie heute in Dahomey. Zu den Formen, die sich während der Trennung der beiden Waldgebiete im östlichen Hochwald-

gebiet zwischen der Elfenbeinküste und Togo nicht haben halten können und später diese Gebiete nicht wieder vom Westen her haben besiedeln können, gehört neben beispielweise *Cephalophus jentinki, Poiana richardsoni* und *Liberiictis* auch der Zebraducker.

Es muß hier noch begründet werden, warum wir den Namen *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837) hier verwenden, obwohl ALLEN (1939) *Antilope doria* Ogilby, 1837, für ein Synonym von *Gazella dama mhorr* Bennett (1833) hält und HALTENORTH (1963) meint, *Antilope doria* sei ein nomen nudum. – BENNETT (1832) gibt eine sehr gute und völlig eindeutige Beschreibung eines Zebraduckerfelles ohne Kopf und Beine, so wie wir es oben schon erwähnt haben. Das seiner Beschreibung zugrunde liegende Fell existiert noch im Britischen Museum. BENNETT ist nicht sicher, ob das Fell wirklich von einer Antilope stammt und gibt ihm keinen wissenschaftlichen Namen. Auf diese Beschreibung BENNETTS kommt OGILBY (1837) in seiner Aufzählung der Antilopen des Britischen Museums zurück: "... and the beautiful species mentioned by Mr. BENNETT (Proc. Zool. Soc. 1833, p. 1) which is a real antelope, and which I hope to have an opportunity of describing in detail under the name of *A.* (= *Antilope*) *Doria.*" ALLEN (1939) stellte fest, daß BENNETT an der von OGILBY angegebenen Stelle *Antilope mhorr* (= *Gazella dama mhorr*) beschreibt. Der Typus von *Antilope mhorr* ist eine Gazelle, die im Londoner Zoo gelebt hatte. Auf dieses Tier kann sich die Aussage von OGILBY "... the beautiful species mentioned by Mr. BENNETT ... which is a real antelope ..." ganz unmöglich beziehen. Niemand hatte jemals bezweifelt, daß es sich bei *Antilope mhorr* um "a real antelope" handelt. Auch "beautiful species" wird in bezug auf *Gazella dama mhorr* nicht, wohl aber in bezug auf den Zebraducker verständlich. Schließlich hätte OGILBY gar keine Veranlassung gehabt, von der genau beschriebenen und benannten *Antilope mhorr* zu sagen, sie sei von BENNETT nur erwähnt worden, und ihr einen neuen technischen Artnamen zu geben. Zweifellos ist rein versehentlich bei OGILBY (1837) die BENNETTsche Beschreibung des Zebraduckerfelles falsch zitiert worden. Der Name *Antilope doria* basiert auf der Beschreibung eines Zebraduckerfelles durch BENNETT (1832) und kann als *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837) verwendet werden.

Auch im Interesse der Stabilität der Nomenklatur erscheint es äußerst wünschenswert, den Zebraducker so wie immer bis 1939 auch weiterhin *Cephalophus doria* zu nennen. Denn auf diesem Artnamen, beziehungsweise auf der von THOMAS (1892) „emendierten" Form *Cephalophus doriae* Ogilby, basiert der Gattungsname *Cephalophula* Knottnerus-Meyer, 1907. – Es ist unmöglich, einerseits *Antilope doria* Ogilby, 1837, als Synonym zu *Gazella dama mhorr* (BENNETT, 1833) zu stellen und andererseits *Cephalophula* in die Synonymie der Gattung *Cephalophus* zu stellen, wie das ALLEN (1939) getan hat.

Das von BENNETT (1832) beschriebene Zebraduckerfell stammte angeblich von der Algoa-Bay, was sicher unrichtig ist. Zusammen mit ihm gelangten einige Affenfelle zu GOULD, die auch auf einen Herkunftsort in Oberguinea westlich von Togo hinweisen. Die Beschreibung des Felles eines Stummelaffen läßt sogar eine Zuordnung zu der Unterart *Colobus polykomos polykomos* zu, dessen Verbreitungsgebiet sich vom heutigen Guinea bis zur westlichen Elfenbeinküste erstreckt. Für einen englischen Reisenden in der ersten Hälfte des vorigen Jahrhunderts wäre in diesem Gebiete ein Aufenthalt in Sierra Leone am wahrscheinlichsten. So möchten wir die Typus-Lokalität von *Antilope doria* Ogilby, 1837, auf Sierra Leone festlegen. Schon OGILBY muß übrigens bekannt gewesen sein, daß die Art in Wirklichkeit aus Westafrika kommt, denn er schreibt „a friend who has connections with the West Coast of Africa, has kindly undertaken to procure me skins".

In Gewicht und Größe (siehe Tabelle) unterscheidet sich der Zebraducker nicht von anderen mittelgroßen Arten der Gattung *Cephalophus.* Der charakteristische Habitus

Maße von *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837)

Geschlecht	Gesammelt		Museum, Nummer	Gewicht kg	Kopf Rumpf	Schwanz	Hinterfuß	Ohr	Schädelmaße								
	Ort	Datum							CBL	ZYG	NAS LG	NAS BR	DIAST.	HIRN SCHÄD BR	PAL	M^2-M^2 buccal	obere Zahnreihe
♂	Peloken	16. 5. 1963	B. 1773	13,5	830	127	216	79	157,3	74,5	62,5	32,5	51,8	56,8	91,4	54,0	48,2
♂	Duotown	2. 6. 1963	B. 1888	14,2	870	124	227	80	$163\frac{1}{2}$	77	74,3	39,6	53	58,9	97,6	—	52,6
♂	Freemantown	22. 1. 1961	A. 1001	—	854	122	225	80	164	76,0	65,2	37,5	57,0	55,5	96,0	55,4	48,1
♂	Freemantown	8. 1. 1961	A. 835	—	830	128	215	77	$162\frac{1}{2}$	75,0	70,0	35,2	52,8	55,5	92,7	53,6	52,7
♂	Hilltown	6. 1. 1887	Leiden JENTINK cat. a	—	—	—	—	—	168	75	68,4	36,3	55,3	55,5	99	55,6	49,7
♂	Du Queah River		Brit. Mus. 87. 9. 15. 2	—	—	—	—	—	159,2	73	65	39	(54)	—	94	$51\frac{1}{2}$	(49)
♀	Duotown	2. 6. 1963	B. 1889	14,7	—	—	—	—	162	76,1	64,7	33,8	52,7	53,0	93,3	56,2	50,6
♀	Du Queah River		Brit. Mus. 87. 9. 15. 3	—	—	—	—	—	$170\frac{1}{2}$	$77\frac{1}{2}$	72,5	$37\frac{1}{2}$	—	—	99	$54\frac{1}{2}$	(52)
♀	Ueflah	5. 2. 1887	Leiden JENTINK cat. b	—	—	—	—	—	164	73,7	64,8	35,4	53,9	52,9	98,5	56,3	51,4
♀	Siron	17. 12. 1960	A. 739	—	—	—	—	—	164,2	75,7	66,5	38,0	54,5	54,7	97,0	55,3	49,4
♀	Freemantown	9. 1. 1961	A. 841	—	—	—	—	—	$171\frac{1}{2}$	80,1	76,6	38,5	60,0	56,6	100,4	56,4	47,7

waldbewohnender Ducker ist bei ihm nicht so stark ausgeprägt wie beispielsweise bei *Cephalophus niger,* das heißt in Normalstellung des Tieres überragt der Rücken in seinem kaudalen Drittel die Schultern nicht so stark (Abbildung bei FRÄDRICH, 1964). Das Tier wirkt gedrungen. Die Weibchen sind durchschnittlich ein wenig größer als die Männchen.

Die steifen Haare sind kurz, glatt und dicht anliegend, nur die Haare des Schwanzes sind länger und stehen etwas ab; in der Inguinalgegend finden sich weiche, lange Haare und auch die der Tarsalbürsten an der Außenseite des Fußes dicht unter der Ferse sind verlängert. Einen eigentlichen Stirnschopf, so wie jüngere *Cephalophus niger, C. ogilbyi* oder *C. sylvicultor* hat der Zebraducker nicht. Die Haare der Stirn neigen dazu, in der Mittellinie etwas gescheitelt zu sein, wie das bei *C. dorsalis* noch viel ausgeprägter zu sehen ist, und sie sind um die Hörner nur wenig verlängert. Der Nackenwirbel findet sich meist zwischen den Ohren, nie liegt er so weit kaudal am Hals oder gar in der Schultergegend, wie es manchmal bei Duckern mit sehr kurzer Halsbehaarung *(C. ogilbyi)* vorkommt. Der Hals ist kürzer behaart als der Rumpf, die Kopfseiten und die Kinngegend erscheinen fast



Abb. 1. Zebraduckerfell (A. 595) mit regelmäßigen „Zwischenstreifen" in Rückenmitte

nackt. Die Vibrissengruppen finden sich hier alle, sie sind aber wenig auffällig.

Der Nacken des Zebraduckers ist kräftig kastanien-rotbraun. In Richtung nach kaudal setzt in der Schultergegend eine feine Querbänderung fast unmerklich ein. Das dunkle Rotbraun wird im Abstand von etwa einem Zentimeter von helleren Streifen unterbrochen. Nach ein bis sechs solcher dunkelroter, wenig auffälliger „Nebenstreifen", die langsam breiter werden, setzt eine Schwarzbeimischung in den dunklen Bändern ein, und die Grundfärbung wird heller. Ein bis vier solche noch undeutlich voneinander abgegrenzte dunkelrote Streifen mit Schwarzbeimischung kann man voneinander unterscheiden, dann setzen, ohne aber scharf abgegrenzt zu sein, die rein schwarzen „Hauptstreifen" ein, die bis zum kaudalen Drittel des Rückens, der höchsten Stelle des Duckerkörpers immer breiter werden, bis zu zwei bis viereinhalb Zentimeter. Sie liegen in fahlbrauner Grundfärbung. Nach den Körperseiten verschmälern sie sich gleichmäßig und biegen mit einem letzten Zipfel etwa auf halber Höhe der Körperseiten noch etwas nach kranial ab und laufen gelegentlich in einen unscharf begrenzten dunkelroten Fortsatz aus. Acht bis elf solche Hauptstreifen finden sich auf 55 Fellen. Man kann sie aber schlecht zählen, weil sie sowohl nach kranial wie auch nach kaudal von den Nebenstreifen nicht in jedem Falle sicher abzugrenzen sind. Das Streifenmuster ist recht konstant. Gelegentlich spaltet sich ein Hauptstreifen an den Körperseiten. Ziemlich regelmäßig (neunmal unter 55 Fellen) kommen in der Rückenmitte 1—5 blasse „Zwischenstreifen" vor (Abb. 1). Sie verbinden die Hauptstreifen von rechts vorne nach links hinten. Bei einem Fell trifft ein Zwischenstreif nicht auf den nächst hinteren Hauptstreif, sondern verläuft zwischen den beiden Hauptstreifen (Abb. 2 d). Ich habe insgesamt bei ungefähr 25 Fellen solche Zwischenstreifen sehen können, nie aber einen, der die Hauptstreifen von links vorne nach rechts hinten verbunden hätte. Dr. D. Johnson war so freundlich, die umfangreiche Sammlung an Beutelwolf-Fellen *(Thylacinus)* der Smithsonian Institution auf solche Zwischenstreifen durchzusehen. Er fand im Bereiche der „Hauptstreifen" auch nur von rechts vorne nach links hinten verlaufende Zwischenstreifen, und zwar noch häufiger als bei unseren Zebraduckern. Man kann sich das Auftreten der Zwischenstreifen vielleicht so erklären, daß die Hauptstreifen der rechten und der linken Körperseite unabhängig von einander angelegt werden und dann in der Rükkenmitte nicht immer glatt zusammenstoßen. Die Querverbindung in der Rückenmitte wird dann teilweise auch mit dem „falschen" Hauptstreifen der anderen Körperseite hergestellt. Für die auffällige Rechts-Links-Asymmetrie gibt es keine Erklärung. Man könnte vielleicht an einen Zusammenhang mit der verschiedentlich beobachteten Asymmetrie der Neuralleiste denken, aus der ja die Melanophoren auswandern (Starck, 1964). Beim Beutelwolf sind die Hauptstreifen der rechten und der linken Körperseite übrigens gelegentlich noch viel stärker gegeneinander versetzt als beim Zebraducker, so daß in der Rückenmitte richtige Zick-Zack-Muster entstehen und man manchmal Haupt- und Zwischenstreifen kaum mehr voneinander unterscheiden kann. Bei *Myrmecobius,* der ebenfalls eine Querstreifung des Körpers zeigt, laufen die weißen Streifen der einen Seite einfach über die Mittellinie hinaus noch ein Stück weit zwischen die der anderen

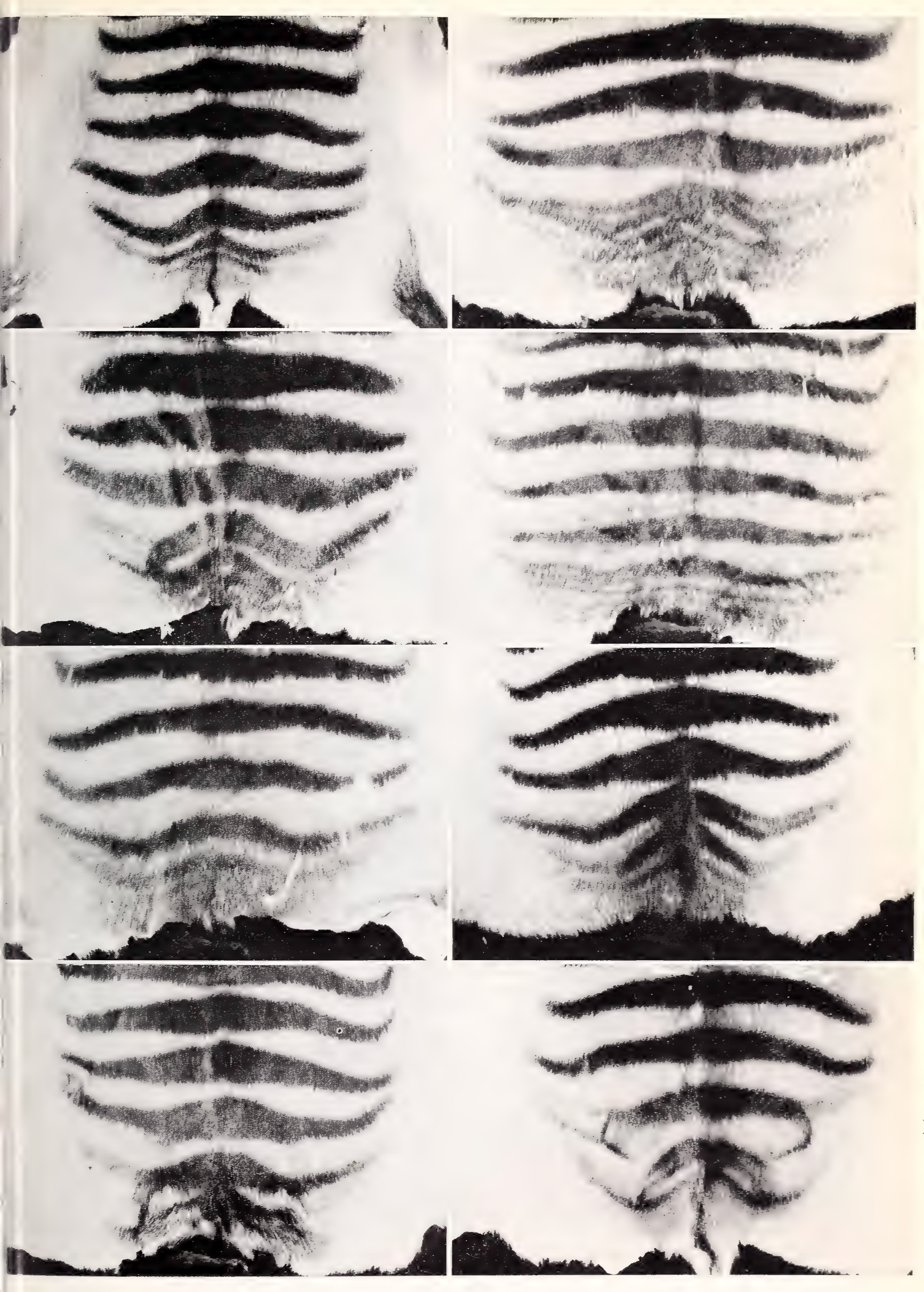


Abb. 2. Im kaudalen Bereiche ist das Streifenmuster des Zebraducker-Rückens sehr variabel

Seite. Bei anderen Antilopen mit Querstreifung des Rumpfes (Tragelaphini) stoßen die Querstreifen an einen medialen Aalstrich in verschiedener Höhe glatt an.

Zur Schwanzwurzel des Zebraduckers hin werden die Streifen schmaler und sind teilweise miteinander verbunden. Diese Gruppe kaudaler Nebenstreifen sieht bei keinen zwei Zebraducker-Fellen gleich aus. Die Abbildung 2 gibt einen Überblick über die Variationsmöglichkeiten, a stellt etwa das „Normalverhalten“ dar, die anderen auf der Abbildung dargestellten Felle zeigen extreme Varianten. Gelegentlich setzt sich von hier median ein schmaler schwarzer Streif noch auf die Dorsalseite des Schwanzes fort (Abb. 2 a).

Gegen die Seiten des Körpers und den Bauch hin wird die Grundfärbung des Zebraduckers zunehmend blasser, auf dem Bauch sind die Einzelhaare in unterschiedlichem Maße an der Basis hellgrau und tragen eine fahl bräunlichgelbe Spitze. Selten tritt das Grau stark hervor. Schwarze Abzeichen finden sich außer am Rücken noch am Kopf und an den Extremitäten, daneben selten noch als unscheinbare schwarze Quaste am Schwanz. Über dem Nasenspiegel befindet sich ein unterschiedlich großer schwarzer Fleck, der sich nach hinten in den rotbraunen Nasenrücken auflöst. Bis zum kleinen Schopf ist dieser mit schwarzen Haaren durchmischt. Der Rücken der kurzen, runden Ohren ist heller rotbraun.

Um die schwarzen Hufe und die kurzen, schwarzen Nebenhufe liegt eine schwarze Manschette, die in individuell wechselnder Weise auf der Rückseite der Extremitäten mit dem schwarzen Fleck auf der Außenseite über den Carpal- und Tarsalgelenken in Verbindung steht. Schultergegend und Außenseite der Extremitäten sind sonst gelblich rotbraun. Die Tarsalbürsten sind bei jugendlichen Tieren immer hell, bei erwachsenen meist in vom Geschlecht unabhängiger Weise schwarz gefärbt, und stehen dann mit dem schwarzen Fleck über dem Tarsalgelenk in Zusammenhang (Abb. 3). In vielen Fällen ist die Tarsalbürste einer Seite dunkler als die der anderen. Beim männlichen Jungtier A. 671 (Abb. 3a) ist die Tarsalbürste beispielsweise hell gelblich rotbraun, nur fällt auf, daß der Glanz der Haare des übrigen Fußes fehlt. Beim erwachsenen Weibchen B. 1889 (Abb. 3b) dagegen ist sie schwarz. Wenn man mit dem Finger über diese Tarsalbürste streicht, fühlt sie sich etwas rauh und klebrig an ganz im Gegensatz zum übrigen Haarkleid des Zebraduckers. Die Enden der Einzelhaare sehen angesengt aus. Die Dunkelfärbung der Tarsalbürstenhaare ist auf die distale Hälfte be-



a b

Abb. 3. Beim jugendlichen Zebraducker sind die Tarsalbürsten hell (a), beim erwachsenen erscheinen sie oft ganz schwarz (b)

schränkt (Abb. 4). Unter der Lupe erkennt man, daß diese Dunkelfärbung durch schwarze, warzenartige Auflagerungen an den flachen Haaren verursacht wird (Abb. 5). Die Auflagerungen finden sich hauptsächlich an den Schmalseiten der Haare. Dadurch, daß die Haare der Tarsalbürste vielfach nicht in eine glatte Spitze auslaufen, wie die übrigen Körperhaare, sondern distal zerschlissen sind, entsteht das angesengte Aussehen der Bürste. Auch unterhalb der Spitze stehen von von flachen Haaren oft kleine kurze Fäserchen ab, mit denen die dunklen Auflagerungen verklebt sind.

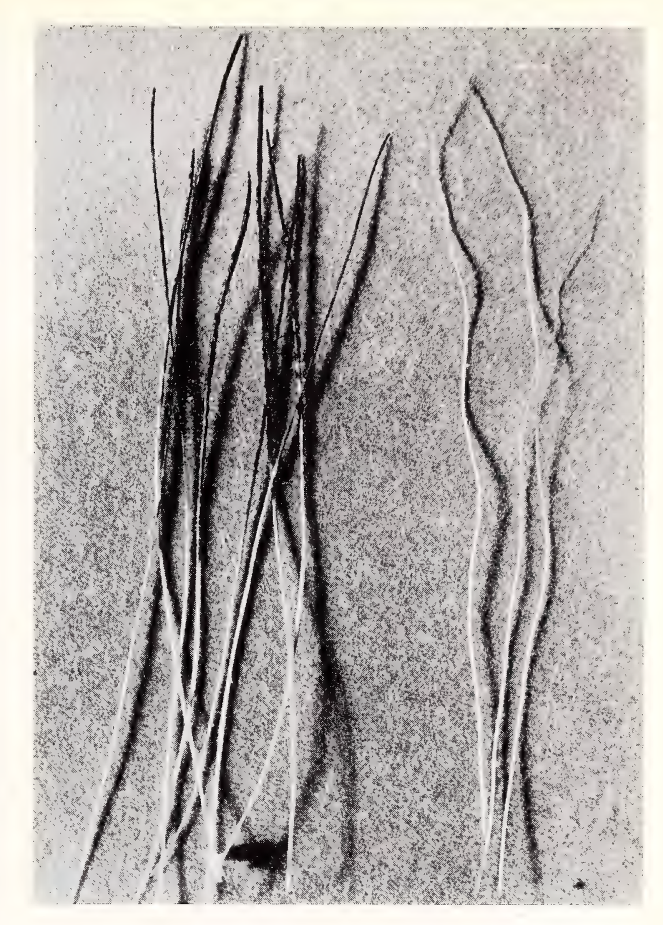


Abb. 4. Tarsalbürstenhaare eines erwachsenen Zebraduckers *(links)* und eines jugendlichen Tieres *(rechts)*

Es bleibt vorerst ungeklärt, wie die schwarzen Auflagerungen an den Tarsalbürstenhaaren zustande kommen. Immerhin liegt es nahe, an einen Zusammenhang mit den besonderen Voraugendrüsen des Zebraduckers zu denken, den einzigen Hautdrüsen der Ducker, die ein pigmentiertes Sekret ausscheiden (Starck, 1964). Es wäre für die Tiere leicht, das Sekret ihrer Voraugendrüsen an den Tarsalbürsten abzustreifen. Auch die manchmal beobachtete Seitenasymmetrie in der Anfärbung der Tarsalbürsten könnte daran denken lassen, daß eine Verhaltenskomponente im Spiel ist. Vielleicht markieren Zebraducker ihre Tarsalbürsten auch gegenseitig. Es ist nämlich oft beobachtet worden, daß Ducker das Sekret ihrer Voraugendrüsen auch an Artgenossen oder ihrem Pfleger abstreichen (Aeschlimann, 1963i Dittrich, 1965; Frädrich, 1964). Bei den Zebraduckern des Frankfurter Zoos habe ich ein Abwischen des Voraugendrüsen-Sekrets an den Tarsalbürsten aber nie beobachten können. Ihre Tarsalbürsten erscheinen ungefärbt. Einen erwachsenen Bock konnte ich leider bisher noch nie für längere Zeit beobachten. Sicher werden die Haare der Tarsalbürsten erst durch den Gebrauch zerschlissen.

Alle auch bei anderen Angehörigen der Gattung *Cephalophus* vorkommenden Hautdrüsenorgane sind beim Zebraducker gut ausgebildet. Die Voraugendrüsen sind besonders beim adulten Bock sehr groß. Sie münden in zwölf bis fünfzehn vorn unter dem Auge in einer Reihe stehenden, von dunkler Haut umgebenen Öffnungen nach außen. Gegenüber anderen Duckern fällt auf, daß die Voraugendrüse des Zebraduckers das Niveau der Kopfseiten leicht anhebt, also in ihrer ganzen Ausdehnung schon im

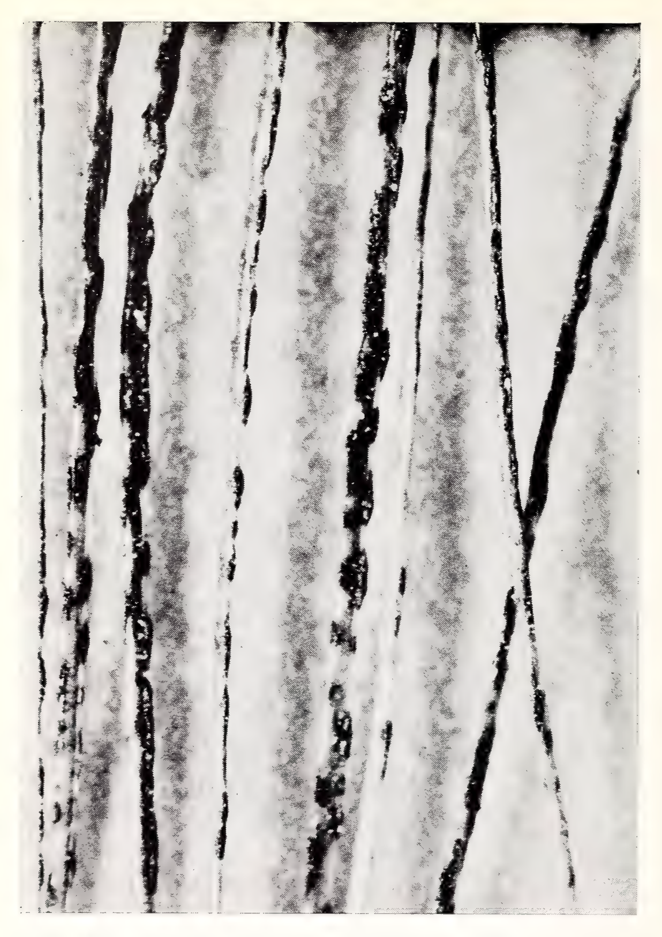


Abb. 5. Die Dunkelfärbung der Tarsalbürstenhaare eines erwachsenen Zebraduckers wird durch warzenartige, schwarze Auflagerungen an den Einzelhaaren verursacht

Leben gut zu erkennen ist. Auf leichten Druck entleert sich etwas von dem schwarzen Sekret. Von der ganzen Länge der Unterlippe ausgehend und jederseits halbkreisförmig bis zum Kinn reichend breitet sich ein Drüsenfeld aus. Es ist kleiner als bei *Cephalophus ogilbyi.* Möglicherweise steht es in einer Wechselbeziehung mit der Ausbildung der Voraugendrüsen, die bei *Cephalophus ogilbyi* sehr klein sind.

Die Zwischenzehendrüsen und die Inguinaltaschen sind gut ausgebildet. Das Vorkommen oder Fehlen der Inguinaltaschen kann übrigens nicht als besonderes Merkmal zur Untergliederung der Gattung *Cephalophus* benutzt werden (Pocock, 1910), weil es einerseits nicht nur den Blauduckern fehlt, was Pocock annimmt, sondern von den liberianischen Arten auch *Cephalophus niger* und *C. ogilbyi;* andererseits finden sich Inguinaltaschen auch bei verwandtschaftlich weit entfernt stehenden Bovidae wie beispielsweise der Schirrantilope *(Tragelaphus scriptus).* Die Ducker, denen Inguinaltaschen fehlen, scheinen nicht besonders nahe miteinander verwandt zu sein. Es muß aber erwähnt werden, daß Vorkommen oder Fehlen der Inguinaltaschen innerhalb einer Art sehr konstant sind. — Auch um den Anus des Zebraduckers findet sich ein großes Drüsenfeld, das sich teilweise noch auf der nackten Unterseite des Schwanzes fortsetzt. Im Gebiet der Tarsalbürsten haben wir keine besonders ausgebildeten Hautdrüsen gefunden.

Der Schädel des Zebraduckers weist gegenüber den übrigen Angehörigen der Gattung *Cephalophus* eine Reihe von Eigentümlichkeiten auf (Abb. 6). Besonders fällt die große Breite der Nasenhöhle auf, die mit der Verlagerung der Voraugendrüsen nach lateral (s. o.) in Zusammenhang steht. Die Nasalia sind besonders in ihrer Mitte sehr breit. Von der Nasenhöhle her sind sie durch mit dieser kommunizierende Nebenhöhlen aufgebläht (Abb. 7). (Solche kommen auch bei anderen Duckern angedeutet vor). Die Choanen sind sehr breit; im Gegensatz zu allen anderen daraufhin untersuchten Duckern steht bei *C. doria* der Vomer bis an die Choanen mit dem harten

Gaumen in Verbindung und wird bei Basalansicht des Schädels deutlich in diesen sichtbar (Abb. 6 d). Möglicherweise können wir in der besonderen Ausbildung des Vomer eine Anpassung an die veränderte Beanspruchung dieses Schädelteiles bei der großen Breite der Nasenhöhle sehen.

Die Voraugengrube ist sehr flach. Das Praemaxillare ist in der Regel, aber nicht immer (Knottnerus-Meyer, 1907), durch einen Ausläufer des Maxillare vom Nasale getrennt (Abb. 6 a). Der zweite und der dritte Schneidezahn und der Eckzahn des Unterkiefers sind weiter reduziert als beispielsweise bei den etwa gleichgroßen *C. dorsalis* oder *C. niger.* Sie legen sich distal an die große Krone des ersten Incisivus an. Damit entsprechen sie etwa denen von *C. maxwelli.* Im Gegensatz zu dieser Art hat aber die Krone des ersten Incisivus von *C. doria* keinen großen mesialen Vorsprung. Wie bei anderen Arten mit reduzierten unteren zweiten und dritten Incisivien und Caninen laufen auch bei *C. doria* die Praemaxillaria nach vorne zu einer recht spitzen Schnauze aus.

Die Hornzapfen der Frontalia erheben sich bei *C. doria* weniger über die Profillinie der Frontalia als bei anderen Arten. Um Platz für die Hornscheiden zu schaffen, ist

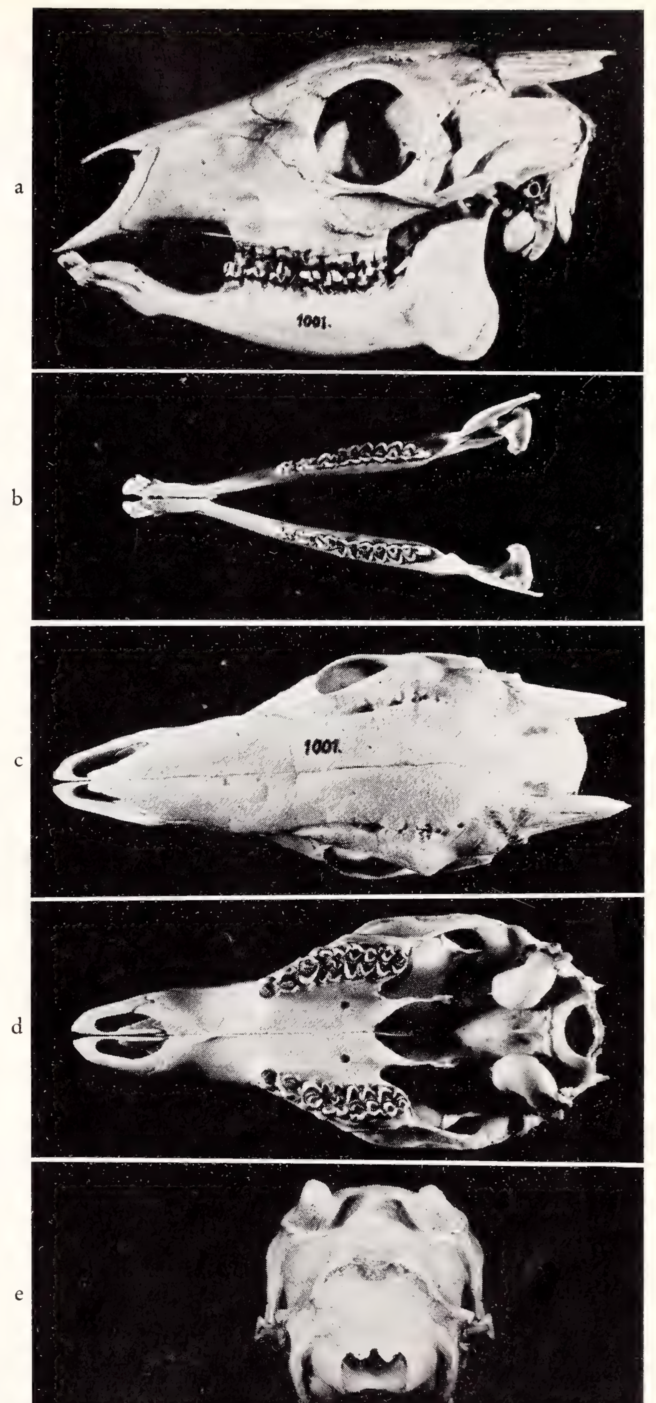


Abb. 6. Der Schädel von *Cephalophus doria* ♂ (A. 1001); 22. 1. 1961, Freemantown, Gbi-Doru-Chiefdom

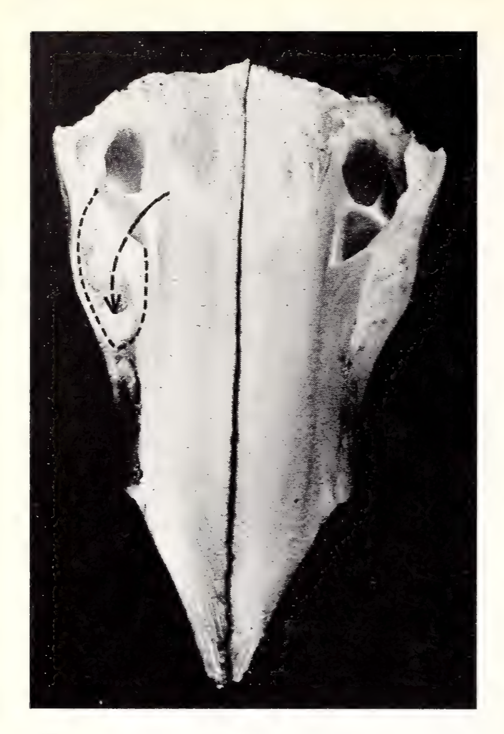


Abb. 7. Nasalia eines Zebraduckers von der Nasenhöhle aus gesehen

jederseits eine tiefe Einsenkung der Parietalia hinter den Hornzapfen entstanden (Abb. 6e). Diese sind in eigentümlicher Weise parallel zur Stirn abgeflacht. Besonders deutlich beim Weibchen besitzen sie eine leicht gegenüber der Stirn seitlich abgesunkene flache Oberseite, die medial und lateral recht plötzlich in die gerundete, dem Parietale zugekehrte Unterseite übergeht. Die Hornscheiden der Weibchen sind höchstens drei Zentimeter lang und im Stirnhaar mehr oder weniger verborgen. Die Hörner der Böcke werden doppelt so lang und sind besonders an der Spitze nur wenig abgeplattet. Bei älteren Tieren tritt aber besonders die mediale Kante stärker hervor und das Horn gewinnt eine Basisquerschnittfläche, die zunehmend einer Halbkreisfläche gleicht.

Über die Stellung des Zebraduckers innerhalb der Gattung *Cephalophus* lassen sich heute kaum Aussagen machen. Ob die auffällige Querstreifung ein primitives oder ein fortschrittliches Merkmal ist, wagen wir nicht zu entscheiden. Im Gegensatz zu beispielsweise *Cephalophus dorsalis* und *C. sylvicultor* gleichen die neugeborenen *C. doria* ihren Eltern bis auf die hellere Grundfärbung völlig. Inwieweit die Jugendfärbung in diesem Zusammenhange jedoch gedeutet werden darf, könnte erst eine genaue Analyse der verhaltensmäßigen und ökologischen Bedeutung dieses Musters und ein Vergleich mit der gesamten Verwandtschaftsgruppe vielleicht zeigen.

Die Form der Hornzapfen, die Tarsalbürsten und die Verbreiterung des Nasenraumes sind zweifellos sehr spezialisierte Merkmale. Alleine wegen der Schädelmerkmale wollten Allen and Coolidge (1930) den Zebraducker als eigene Untergattung *Cephalophula* abtrennen. Ob dies gerechtfertigt ist, könnte erst eine genauere Untersuchung auch aller übrigen Duckerarten ergeben.

Zusammenfassung

Der Zebraducker kommt von der westlichen Sierra Leone bis zur mittleren Elfenbeinküste vor. In Liberia ist er an ungestörten Hochwald gebunden; auch hier wechselt aber die Populationsdichte je nach Örtlichkeit stark.

Gründe für die Aufrechterhaltung des Namens *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837) für den Zebraducker werden angeführt.

Das Zeichnungsmuster, einige Schädelmerkmale, die Hautdrüsen und die Tarsalbürste des Zebraduckers werden kurz beschrieben.

Summary

The zebra duiker is found in the high forest belt between Western Sierra Leone and the center of the Ivory Coast.

Reasons for retaining the name *Cephalophus doria* (Ogilby, 1837) are given.

The pattern of the skin-markings, some pecularities of the skull, the skin-glands and the brushes on the heel of the zebraduiker are briefly described.

Literatur

AESCHLIMANN, A., 1963: Observations sur *Philantomba maxwelli* (Hamilton-Smith) une Antilope de la Forêt éburnéenne. Acta tropica 20, 341–368.

ALLEN, G. M., 1939: A checklist of African mammals. Bull. Mus. comp. Zool. **83**, S. 1–763.

ALLEN, G. M., and COOLIDGE, H. J., 1930: Mammals of Liberia. 569–622. In STRONG, R. P., 1930: The African republic of Liberia and the Belgian Congo. Harvard Univ. Press.

BENNETT, 1832: Demonstration of several imperfect skins, from Mr. Gould from Algoa Bay. Proc. Comm. Sci. Corresp. zool. Soc. London. Part II (1832), 122–123.

BOUET, G., 1954: La chasse au Liberia. Le Grand Livre de la Faune africaine et de sa chasse. Monaco. II, 121–128.

BÜTTIKOFER, J., 1890: Reisebilder aus Liberia. Brill, Leiden.

DITTRICH, L., 1965: Absetzen von Voraugensekret an den Hörnern von Artgenossen bei Gazellen und Dikdiks. Säugetierkdl. Mitt. **13**, 145–146.

FAUST, R., 1964: Nachrichten aus Zoologischen Gärten. Frankfurt am Main. Jahresbericht 1958. Zoolog. Garten N. F., **29**, 273–282.

FRÄDRICH, H., 1964: Beobachtungen zur Kreuzung zwischen Schwarzrückenducker, *Cephalophus dorsalis* Gray, 1846 und Zebraducker, *Cephalophus zebra* (Gray, 1838). Z. Säugetierkunde **29**, 46–51.

GERVAIS, 1836–1841: Echo de Monde Savant. Dictionnaire des Sci. Nat., Suppl., **1**, pt. 2, 267.

GRAY, J. E., 1838: On some new species of quadrupeds and shells. Ann. Mag. nat. Hist. (1) **1**, 27–30.

JENTINK, F. A., 1885: On two rediscovered antelopes. Notes Leyden Mus. **7**, 269–273.

JENTINK, F. A., 1888: Zoological researches in Liberia. Notes Leyden Museum. **10**, 1–58.

JOHNSON, D., 1962: Schriftl. Mitteil.

JOHNSTON, H. H., 1905: Notes on the mammals and birds of Liberia. Proc. Zool. Soc. London. I (1905), 197–210.

JOHNSTON, H. H., 1906: Liberia. Hutchinson, London.

KUHN, H.-J., 1965: A provisional check-list of the mammals of Liberia, with notes on the status and distribution of some species. Senck. biol. **46**, 321–340.

OGILBY, 1837: Various preserved specimens of antelopes. Proc. Zool. Soc. London. **4** (1836), 119–121.

POCOCK, R. I., 1910: On the specialized cutaneous glands of ruminants. Proc. Zool. Soc. London 1910. 840–986.

RAHM, U., 1961: Esquisses mammalogiques de basse Côte d'Ivoire. Bulletin I. F. A. N. **23** (A), 1229–1265.

SCHULZ-KAMPFHENKEL, 1937: Im afrikanischen Dschungel. Berlin (1937?).

STARCK, D., 1964: Herkunft und Entwicklung der Pigmentzellen. In JADASSOHN, J.: Handbuch der Haut- und Geschlechtskrankheiten. Bd. I, Teil II, 139–175.

THOMAS, O., 1892: On the antelopes of the genus *Cephalophus*. Proc. Zool. Soc. London. 413–430.

Anschrift des Verfassers: Dr. HANS-JÜRG KUHN, Senckenberg. Anatomie, Frankfurt a. M., Ludwig-Rehn-Straße 14

Zur Stammesgeschichte der Hyänen (Carnivora, Mammalia)

Von ERICH THENIUS

Eingang des Ms. 30. 10. 1965

Untersuchungen über miozäne Hyaeniden waren der Anlaß für den Verf., sich etwas mit der Stammesgeschichte der Hyänen zu beschäftigen.

Die in der Literatur vertretenen Ansichten über die Herkunft und die stammesgeschichtlichen Zusammenhänge der Hyänen untereinander differieren außerordentlich stark, was auch in der Zahl ausgeschiedener „Gattungen" zum Ausdruck kommt. So faßt ARAMBOURG (1959) die „typischen" Hyänen, die etwa durch die rezenten Strei-

fen-, Schabracken- und Fleckenhyäne (einschließlich ihrer fossilen Verwandten) vertreten werden — wie es auch in der älteren Literatur der Fall ist — zu einer einzigen Gattung *(Hyaena)* zusammen, während KRETZOI (1938) innerhalb der rezenten und fossilen „typischen“ Hyänen mindestens sechs Gattungen *(Hyaena, Percrocuta, Adcrocuta, Pachycrocuta, Pliocrocuta und Crocuta*[1]*)* unterscheidet. Dazu kommen noch *Plesiocrocuta* (VIRET 1954) sowie die verschiedenen, nicht „typischen“ Hyänengattungen *Proteles, „Progenetta“ (= Miohyaena), Ictitherium, Lycyaena, Hyaenictis, Euryboas, Leecyaena, Allohyaena* und *Xenohyaena.*

Es erscheint selbstverständlich, daß einer entsprechenden phylogenetischen Auswertung eine taxonomische Klärung vorauszugehen hat, soll die Deutung der stammesgeschichtlichen Zusammenhänge auch fundiert sein. Leider macht sich verschiedentlich die umgekehrte Tendenz bemerkbar, die meist mit dem Schlagwort phylogenetische Klassifikation begründet wird und die Literatur durch eine Fülle neuer taxonomischer Einheiten „bereichert“.

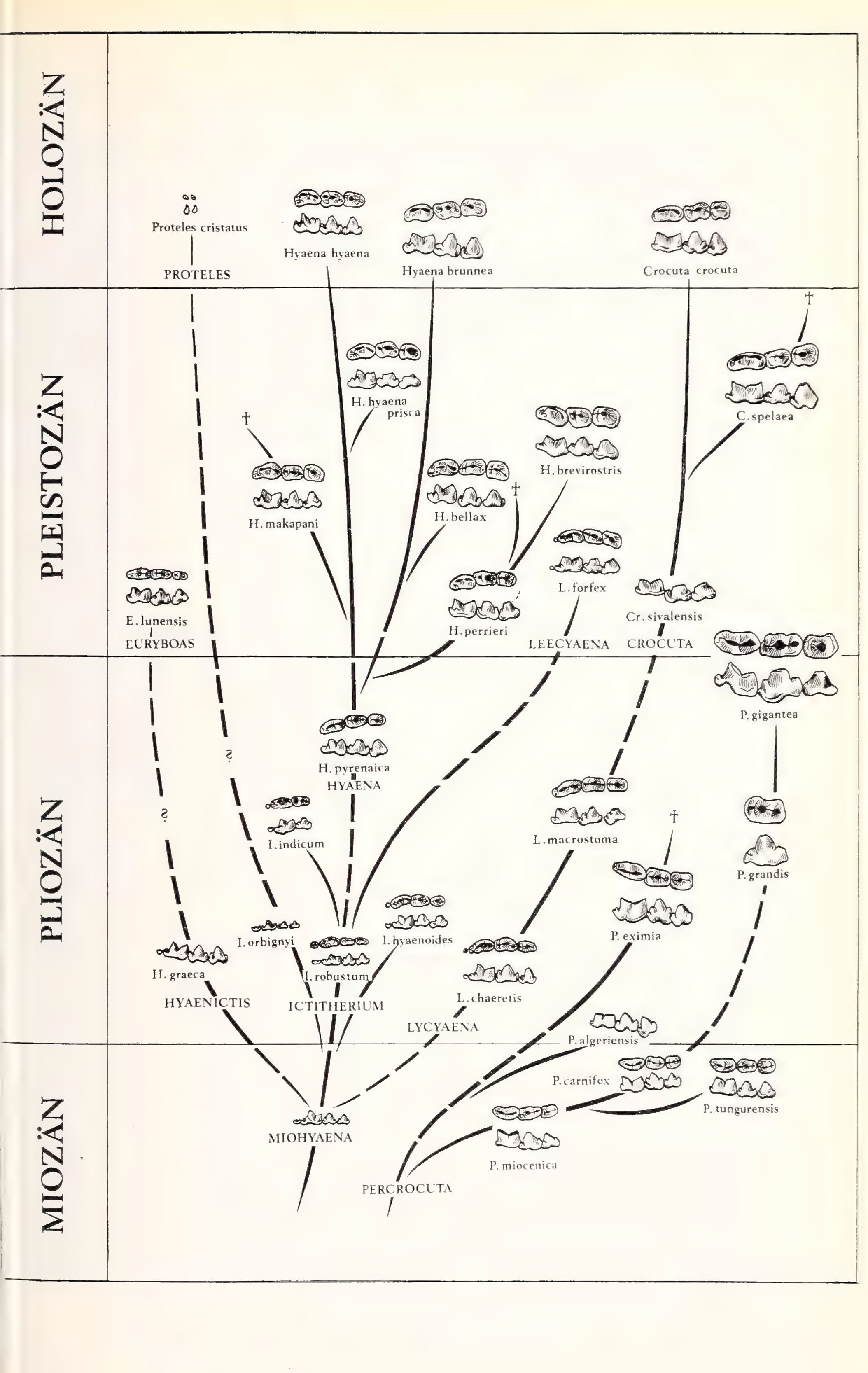
Wie bereits die überaus wichtigen Untersuchungen von KURTÉN (1956, 1957) gezeigt haben, sind zahlreiche „Gattungen“ innerhalb der Hyaeniden nicht aufrechtzuerhalten. KURTÉN (1957) läßt von den „Genera“ *Percrocuta, Adcrocuta, Pachycrocuta, Pliocrocuta* und *Plesiocrocuta* nur *Percrocuta,* und zwar auch nur als Untergattung von *Crocuta* gelten. *Adcrocuta* ist als Synonym von *Crocuta (Percrocuta)* aufzufassen, während *Pachy-, Plio-* und *Plesiocrocuta* als Synonyma von *Hyaena (Pliohyaena)* zu betrachten seien, eine Ansicht, der sich der Verf. nur anschließen kann.

Die Zuordnung verschiedener fossiler Angehöriger der *Hyaena*-Gruppe zu *Crocuta*-Seitenlinien — wie es bereits in den „Gattungs“namen zum Ausdruck kommt — ergibt sich aus der innerhalb der Hyänen festzustellenden Parallelentwicklung. Sowohl in der *Crocuta-* als auch in der *Hyaena*-Gruppe kommt es unabhängig voneinander zum gleichen „trend“, der einerseits zur Verstärkung bestimmter Praemolaren, andrerseits zur Vereinfachung des M_1 bzw. zur Reduktion des M^1 führt. Diese weitgehende Parallelentwicklung verleiht verschiedenen Arten der *Hyaena*-Gruppe „crocutoide“ Merkmale, deren irrige taxonomische Auswertung zur Aufstellung der „Genera“ *Pachy-, Plio-* und *Plesiocrocuta* geführt hat, welche meist sogar etwas höher spezialisiert sind als die rezente *Hyaena brunnea,* die als spezialisierteste rezente *Hyaena-Art* angesehen werden muß.

Nur eine sorgfältige odontologische bzw. — soweit möglich — osteologische Analyse ermöglicht die Trennung hochspezialisierter *Hyaena*-Arten von *Crocuta*-Arten. Von den älteren Ansichten über die Stammesgeschichte seien hier nur jene von SCHLOSSER (1891), GAUDRY (1892), PILGRIM (1932) und EHRENBERG (1940) erwähnt. Während GAUDRY die Hyänen auf *Ictitherium* zurückführte, schließt SCHLOSSER (1891: 29) *Ictitherium* als Ahnenform mit der Begründung aus, daß gleichzeitig mit den Ictitherien auch bereits echte Hyänen auftreten. Er betrachte amerikanische *Aelurodon(=Prohyaena)*-Arten als Ahnenform von *Hyaena* (s. l.) und *Hyaenictis,* die von den auf Viverriden zurückzuführenden Gattungen *Lepthyaena, Ictitherium* und *Lycyaena* bereits seit dem Oligozän getrennt seien. *Hyaena* (s. str.) und *Hyaenictis* seien auf gemeinsame Stammformen zurückzuführen. Auch PILGRIM (1932) schließt die Ictitherien als Ahnenform der echten Hyänen aus. Als Stammformen letzterer kommen *Lycyaena*-artige Formen in Betracht, wobei einerseits die *carnifex-eximia-gigantea*-Gruppe,

[1] *Crocuta* Kaup, 1928 = *Crocotta* Kaup, 1829.

Abb. rechts. „Stammbaum“ der Hyänen, dargestellt durch P und M inf. Zusammenstellung nach R. EWER, M. KRETZOI, B. KURTÉN, G. E. PILGRIM und E. THENIUS. Strichliert = fossil nicht belegt. Die zu *Hyaena* bzw. *Crocuta* führenden Stämme waren bereits im Miozän getrennt. Der *Percrocuta*-Stamm bildet nicht die Vorfahren der *Crocuta*-Linie. Die Ableitung von *Euryboas* und *Proteles* ist fraglich.


HOLOZÄN
PLEISTOZÄN
PLIOZÄN
MIOZÄN
Proteles cristatus
PROTELES
Hyaena hyaena
Hyaena brunnea
Crocuta crocuta
H. hyaena prisca
C. spelaea
H. brevirostris
H. makapani
H. bellax
L. forfex
E. lunensis
EURYBOAS
H. perrieri
Cr. sivalensis
LEECYAENA
CROCUTA
P. gigantea
H. pyrenaica
HYAENA
L. macrostoma
I. indicum
P. grandis
P. eximia
I. orbignyi
I. hyaenoides
I. robustum
H. graeca
HYAENICTIS
ICTITHERIUM
L. chaeretis
LYCYAENA
P. algeriensis
P. carnifex
P. tungurensis
MIOHYAENA
P. miocenica
PERCROCUTA

andrerseits die *Hyaena*-Gruppe als frühzeitig abgespaltene Stämme angesehen werden.

Wenn die heutige Auffassung in zahlreichen Punkten von den einstigen abweicht, so ist dies zweifellos auf den seither erzielten Wissensfortschritt zurückzuführen. Dennoch muß betont werden, daß auch die hier vertretene Ansicht nur als Augenblicksbild gewertet werden kann, um so mehr als fast ausschließlich Gebißreste die Basis bilden. So wird sich auch dieses Bild mit zunehmender Kenntnis wandeln, doch pflegt dies das Schicksal stammesgeschichtlicher Auffassungen zu sein. Nach EHRENBERG (1940, 294) haben sich die striatoiden und crocutoiden Hyänen bereits zu Beginn des Jungtertiärs auf einer prästriatoiden Stufe getrennt. Es werden jedoch keine bestimmten Fossilgattungen als Ahnenformen genannt.

Vorerst einige Bemerkungen zur *Crocuta*-Gruppe. KURTÉN (1957) unterscheidet innerhalb dieser Gattung zwei Untergattungen: *Percrocuta* und *Crocuta*. Während *Percrocuta*-Arten nur fossil bekannt sind, ist das Subgenus *Crocuta* rezent noch durch *Cr. (Crocuta) crocuta* vertreten.

Crocuta crocuta ist die spezialisierteste unter den rezenten Arten. Gegenwärtig auf Afrika südlich der Sahara beschränkt, war der *Crocuta-crocuta*-Formenkreis während des Pleistozäns auch in Eurasien verbreitet. Nach KURTÉN (1956: 43) liegt das Entstehungs- und Verbreitungszentrum der *Crocuta (Crocuta)*-Gruppe in Indien. *Crocuta (Cr.) sivalensis* kann nach KURTÉN als Stammform und zugleich als geologisch älteste Art der Untergattung *Crocuta* betrachtet werden. Die praepleistozäne Geschichte der Fleckenhyäne ist derzeit noch nicht geklärt, da sich gezeigt hat, daß die geologisch älteren Hyänen Vertreter einer eigenen (Unter-) Gattung darstellen, die z. T. höher spezialisiert sind als *Crocuta crocuta*.

Möglicherweise steht *Crocuta borissiaki* (Khomenko, 1932) aus dem Jungpliozän Bessarabiens den Ahnenformen der *Crocuta* (s. str.) nahe (s. KURTÉN 1956).

Demgegenüber sind Vertreter der *Percrocuta*-Gruppe bereits im Miozän durch mehrere Arten nachgewiesen. Sie sind sowohl aus Asien *(P. tungurensis, P. carnifex)* als auch aus Europa *(P. miocenica)* bekannt. Sie waren somit Zeitgenossen von *Miohyaena (=„Progenetta")*-Arten, die mit PILGRIM (1932) als Vorläufer der Ictitherien angesehen werden können. Aus dem Pliozän sind Angehörige der *Percrocuta*-Gruppe aus Nordafrika, Südeuropa, Süd- und Ostasien bekannt geworden (ARAMBOURG 1959, COLBERT 1959, KURTÉN 1957, PAVLOVIĆ & THENIUS 1965, PILGRIM 1932). Möglicherweise hat dieser Hyänenstamm die Plio-Pleistozängrenze überdauert *(P. gigantea)*. Da *Percrocuta*-Arten nicht als Stammformen von *Crocuta* in Betracht kommen, und frühzeitig ihren stammesgeschichtlichen Eigenweg genommen haben, erscheint eine gattungsmäßige — und nicht nur eine subgenerische, wie sie KURTÉN (1957) annimmt — Abtrennung von *Percrocuta* notwendig. Allerdings schreibt bereits KURTÉN (1957: 402), daß, sollte die Ableitung der *Crocuta* (s. str.) von *Lycyaena* zutreffen, die gattungsmäßige Trennung von *Percrocuta* erforderlich ist.

Der *Percrocuta*-Stamm umfaßt meist außerordentlich hoch spezialisierte Hyänen, die zwar morphologisch dem *Crocuta*-Stamm zweifellos näher stehen als der *Hyaena*-Gruppe, ohne daß damit unbedingt nähere gegenseitige stammesgeschichtliche Beziehungen angenommen werden müssen.

Woher stammen nun diese bereits im Miozän verbreiteten Hyänen? Sind sie gleichfalls asiatischer Herkunft, wie dies für die *Crocuta*-Gruppe wahrscheinlich ist? Als geologisch älteste *Percrocuta*-Art muß *P. miocenica* aus dem Vindobon (? Torton) Jugoslawiens angesehen werden. Es ist zugleich die primitivste Art dieser Gattung. *P. tungurensis* und *P. carnifex* aus dem Jungmiozän sind beide durch die Verdickung der Praemolaren höher spezialisiert. Dennoch scheint ein Ursprung dieser Hyänen in Europa wegen des Fehlens von Ahnenformen unwahrscheinlich. Die *Percrocuta*-Formen erscheinen „plötzlich" als spezialisierte Steppen-Raubtiere im mittleren bzw. jüngeren Miozän, so daß eine Einwanderung anzunehmen ist. Da gleichzeitig mit diesen Hyänen

auch die Giraffiden *(Giraffokeryx)* und die Pongiden *(Dryopithecus)* auftreten, erscheint der afrikanische Ursprung nicht von der Hand zu weisen. Freilich muß diese Ansicht noch durch Fossilfunde aus dem afrikanischen Miozän bestätigt werden.

Mit der Erkenntnis der phylogenetischen Sonderstellung von *Percrocuta* ist nicht nur die Herkunft der Gattung *Crocuta,* sondern auch von *Hyaena* neuerlich aktuell geworden. Während Pilgrim (1932) *Crocuta* (s. str.) und *Lycyaena* auf gemeinsame (miozäne) Stammformen zurückführt, erscheint Kurtén (1957) die Ansicht von Khomenko (1932), *Crocuta* (s. str.) von altpliozänen *Lycyaena*-Arten abzuleiten, am wahrscheinlichsten. Nach dem Gebiß beurteilt, dürfte diese Annahme durchaus zutreffen. *Lycyaena*-Arten sind bisher aus altpliozänen *(L. chaeretis)* bis altpleistozänen Ablagerungen *(L. silberbergi)* bekannt geworden.[2] *Lycyaena macrostoma* aus der Dhok Pathan-Zone der Siwaliks übertrifft die Dimensionen von *Hyaena hyaena,* ohne jedoch jene von *Crocuta crocuta* zu erreichen. Charakteristisch ist die Längsstreckung des mit Metaconid, kräftigem Talonid und Basalband versehenen M_1. Die P inf. sind nur schwach verdickt und lassen eine Ableitung der P vom *Crocuta*-Typ durchaus zu. Der P^4 ist bei *Lycyaena chaeretis* mit einer mehr crocutoiden als hyaenoiden Metastylklinge versehen, während die Stellung des Innenhöckers (Protocon) eher jenem von *Hyaena* entspricht. Der M^1 ist stärker reduziert als bei *Hyaena hyaena.* Erscheint damit die Herkunft der Gattung *Crocuta* geklärt, so sei noch jene von *Hyaena* diskutiert. Während Kurtén (1957: 401) die Entstehung von *Hyaena* aus Ictitherien-artigen Ahnenformen im jüngeren Pliozän als ziemlich sicher annimmt, führt Pilgrim (1932) sie ebenso wie *Crocuta* auf *Lycyaena*-ähnliche Formen zurück. Mit der Frage der Herkunft von *Hyaena* ist nach Ewer (1955) zugleich das Problem eines gemeinsamen oder unabhängigen Ursprunges der afrikanischen und der eurasiatischen *Hyaena*-Formen verknüpft.

Als geologisch älteste Vertreter dieser Gattung werden *Hyaena pyrenaica* Depéret (1890; = *donnezani* Viret 1954) und *„H.“ namaquensis* Stromer (1931) bzw. *„H.“ borissiaki* Khomenko[3] aus dem jüngeren Pliozän angesehen (s. Ewer 1955). Allerdings ist die Dokumentation von *„Hyaena“ namaquensis* recht dürftig und ihre Zugehörigkeit zur Gattung *Hyaena* sehr fraglich, so daß diese Form nicht unbedingt als Beleg für das Vorkommen des *Hyaena*-Stammes im Jungpliozän der äthiopischen Region herangezogen werden kann. M. E. handelt es sich um eine *Ictitherium*-Form. Somit erscheint auch für die Gattung *Hyaena* eher ein eurasiatischer Ursprung zutreffend, als der afrikanische. Als Stammformen für diese Gattung dürften altpliozäne Ictitherien in Betracht kommen, wie sie aus Eurasien in zahlreichen Arten bekannt geworden sind. *Hyaena pyrenaica* verhält sich durch die kurze Metastylklinge des P^4, die nur schwach verdickten Praemolaren ($P^3/_3$) und den M_1 (nicht gestreckt und mit Metaconid) primitiv und läßt morphologisch eine Ableitung des *Hyaena hyaena-, H. brunnea-* und *H. perrieri*-Stammes durchaus zu. Auch das geologische Alter steht mit einer derartigen Auffassung in Einklang. Der *Hyaena hyaena*-Stamm ist durch *H. makapani* und *H. h. monspessulana (= prisca;* s. Kurtén 1956: 36), der *H. brunnea*-Stamm durch *H. bosei* (Matthew 1929) und *H. bellax,* der *H. perrieri*-Stamm durch *H. perrieri* und *H. brevirostris* im Pleistozän nachgewiesen.

Damit wollen wir uns wieder den vermutlichen Stammformen zuwenden. Wenn auch innerhalb der Ictitherien verschiedene Stammlinien zu unterscheiden sind, wie dies Kretzoi (1938, 1952) richtig erkannte, so erscheint deren generische Aufsplitterung *(Protictitherium, Ictitherium, Palhyaena, Sinictitherium, Hyaenalopex* und *Hyaenictitherium)* nicht gerechtfertigt. Eine subgenerische Trennung der alopecoiden *(Ictitherium*

[2] *„Lycyaena“ proava* bzw. *chinjiensis* sind eher auf *„Progenetta“* bzw. *Ictitherium* zu beziehen.

[3] *„Hyaena“ borissiaki* aus dem Jungpliozän von Bessarabien (Khomenko 1932) dürfte eher eine primitive *Crocuta*-Art repräsentieren (Kurtén 1956: 12), als eine ursprüngliche Art der *Hyaena-perrieri*-Gruppe (Ewer 1955: 853).

s. str., *Palhyaena)* und der hyaenoiden Formen *(Hyaenictitherium)* dürfte den Gegebenheiten eher gerecht werden. Die Stammformen von *Hyaena* wären demnach innerhalb der Angehörigen von *Ictitherium (Hyaenictitherium)* zu suchen.

Außer den Ictitherien sind noch *Hyaenictis* und *Leecyaena* zu erwähnen, die manche primitive Merkmale (z. B. M_2) aufweisen und als „Seiten"zweige aufgefaßt werden müssen, die sich *(Leecyaena)* bis ins älteste Pleistozän erhalten haben. Während bei *Hyaenictis* der Metaconidhöcker reduziert ist, ist bei *Leecyaena* nicht nur der M_2, sondern auch das Metaconid des M_1 erhalten geblieben. Ungeachtet dieses primitiv gebliebenen Molarenabschnittes sind die Praemolaren durchaus hyaenoid spezialisiert. Auch *Leecyaena* läßt sich von Ictitherien ableiten.

Durchaus problematisch erscheinen *Euryboas lunensis* (= *E. bielawskyi* Schaub) und *Chasmaporthetes johnstoni* aus dem Ältestquartär, da sie feline und hyaenide Merkmale vereinigen. Die gestreckte Backenzahnreihe setzt sich aus dem schneidend ausgebildeten und mit einem kurzen Talonid versehenen M_1, dem das Metaconid fehlt und den P_2—P_4 zusammen. Die Praemolaren sind schmal, nicht hyänenartig verbreitert. Auch die Mandibel weicht von jener der „echten" Hyänen ab. Beide Arten sind gattungsmäßig nicht zu trennen. STIRTON & CHRISTIAN (1940) verweisen auf die Ähnlichkeit mit *Ictitherium hyaenoides*, der ich mich jedoch auf Grund gegensätzlicher Spezialisierungstendenzen nicht anschließen kann, eher ist an einen Zusammenhang mit *Hyaenictis* zu denken. Ein weiteres Problem bildet das Vorkommen. *Chasmaporthetes johnstoni* stammt aus ältestpleistozänen Ablagerungen von Texas. Nun sind bisher keine Hyänen aus der Neuen Welt bekannt geworden und es erscheint auffällig, daß nicht auch „echte" Hyänen den Weg in die Neue Welt gefunden hätten. Ob das Vorkommen „hyaenoider" Caniden in Nordamerika einer Besetzung dieser ökologischen Nische durch die Hyänen im Wege stand, kann nur vermutet werden. Andererseits stößt die Zuordnung zu den Feliden auf nicht geringere Schwierigkeiten, kommt es doch bei diesen zu einer Reduktion der vorderen Praemolaren, abgesehen davon, daß das Talonid des M_1 bei pleistozänen Feliden stärker rückgebildet ist. Ob die von SCHAUB (1941) auf *Euryboas bielawskyi* (= *lunensis*; s. VIRET, 1954) bezogenen sehr schlanken Extremitäten, die zur Bezeichnung „Gepardhyäne" geführt haben, tatsächlich dieser Art angehören, ist gleichfalls nicht sicher.

Fassen wir das Gesagte zusammen, so ergibt sich, daß die Geschichte der Hyaeniden komplizierter war, als auf Grund der rezenten Arten anzunehmen ist. Dabei konnte — mangels an Fossilfunden — nichts über die Herkunft von *Proteles* ausgesagt werden. Vermutlich waren altpliozäne Ictitherien (*I. orbignyi*-Formenkreis) die Ausgangsformen des mit einem fast völlig reduzierten Backenzahngebiß versehenen Erdwolfes.

Von den zahlreichen im Jungtertiär nachgewiesenen Hyänenstämmen sind lediglich drei bzw. vier (sofern man *Hyaena brunnea* als eigenen Stamm wertet) erhalten geblieben. Lag das ursprüngliche Entstehungsgebiet möglicherweise in Afrika (*Percrocuta*), so sind die rezenten Hyänen (*Hyaena* und *Crocuta*) nach unserer heutigen Kenntnis in Asien entstanden und haben sich erst im Pleistozän auch nach Afrika verbreitet. Die Neue Welt wurde von echten Hyänen nicht erreicht. Die für das Hyänengebiß so kennzeichnende Vergrößerung der Praemolaren wurde mehrfach unabhängig voneinander unter den Hyaeniden erworben.

Für den seit langem getrennten Weg von *Hyaena* und *Crocuta* sprechen nicht nur die im wesentlichen auf Gebiß- und Schädelmerkmalen basierenden Befunde am Fossilmaterial, sondern auch anatomische Verschiedenheiten. Bei den physiologischen Differenzen und den auch im Verhalten zum Ausdruck kommenden Verschiedenheiten, auf die besonders ANTONIUS verwiesen hat, ist allerdings den sich aus der verschiedenen Lebens- bzw. Ernährungsweise ergebenden Unterschieden Rechnung zu tragen, die nicht unbedingt als Gradmesser der verwandtschaftlichen Beziehungen angesehen werden können. So sind, wie MOHR (1964) gezeigt hat, auch wesentliche Unterschiede in der

Form des Kotes von *Hyaena hyaena* und *Crocuta crocuta* vorhanden. *Hyaena brunnea* verhält sich — nach den Abbildungen von Mohr zu schließen — annähernd intermediär, schließt sich jedoch m. E. mehr *H. hyaena* an als *Crocuta crocuta*. Dennoch wäre es verfehlt, aus den Kotformen allein Schlüsse auf die verwandtschaftlichen Beziehungen der rezenten Hyänen untereinander zu ziehen.

Die Hyaeniden bilden ausgezeichnete Beispiele für den Mosaikmodus der stammesgeschichtlichen Entwicklung, der sich besonders deutlich im Backenzahngebiß dokumentiert.

Zusammenfassung

Hyänen sind seit dem Miozän bekannt. Bereits im Miozän existierten zwei völlig getrennte Stammlinien, nämlich der viverroide *Miohyaena* (= „*Progenetta*")- und der „crocutoide" *Percrocuta*-Stamm. Für den *Percrocuta*-Stamm wird afrikanische Herkunft angenommen. Die Stammformen sind noch unbekannt. Die *Percrocuta*-Arten starben am Ende des Tertiärs (*P. gigantea* im ? Altpleistozän) ohne Nachkommen aus. Von miozänen *Miohyaena*-Arten lassen sich die pliozänen Genera *Ictitherium, Lycyaena* und *Hyaenictis* ableiten. Unter den Ictitherien sind die Stammformen von *Hyaena* und vermutlich auch von *Proteles* zu suchen, während *Crocuta* auf *Lycyaena* zurückgeführt wird. Auch *Leecyaena* ist als Abkömmling von *Ictitherium* anzusehen.

Die taxonomische und phylogenetische Stellung von *Chasmaporthetes* (= *Euryboas*) wird diskutiert (*Hyaenictis* als Stammform?).

Summary

Hyenas are known since the Miocene. Already in the Miocene exist two totally separated evolutionary lines, namely the viverroid *Miohyaena* (= "*Progenetta*")- and the "crocutoid"*Percrocuta*-line. For the Percrocutas, african origin is presumed. The ancestor of this evolutionary line is still unknown. The *Percrocuta*-species became extinct at the end of the Tertiary (*P. gigantea* in the ? Early-Pleistocene) without descendants. Miocene *Miohyaena*-species are the ancestors of the Pliocene genera *Ictitherium, Lycyaena* and *Hyaenictis. Hyaena* und probably *Proteles* also, have evoled in the Pliocene from Ictithere ancestors, while *Crocuta* can be derived from *Lycyaena. Lycyaena* is also a descendant of *Ictitherium.*

The taxonomic and phylogenetic position of *Chasmaporthetes* (= *Euryboas)* is still in discussion (*Hyaenictis* as ancestor?)

Literatur

Arambourg, C., 1959: Vertébrés continentaux du Miocène supérieur de l'Afrique du Nord. Publ. Serv. Carte géol. Algérie, n. s. Paléont., Mém. **4**, 1—159, Alger.

Colbert, E. H., 1939: Carnivora of the Tung Gur Formation of Mongolia. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **76**, 47—81, New York.

Ehrenberg, K., 1940: Die Fuchs- oder Teufelslucken bei Eggenburg, Niederdonau. Abh. Zool. Ges. **17**, 129—301, Wien.

Ewer, R. F., 1954: Some adaptive features in the dentition of hyaenas. Ann. Magaz. Natur. Hist. (12) **7**, 188—194, London.

Ewer, R. F., 1955: The fossil carnivores of the Transvaal caves. The Lycyaenas of Sterkfontein and Swartkrans, together with some general considerations of the Transvaal fossil Hyaenids. Proc. Zool. Soc. **124**, 839—857, London.

Gaudry, A., 1892: Matériaux pour l'histoire des temps quaternaires IV. Paris.

Khomenko, P., 1932: *Hyaena borissiaki* n. sp. aus der Russillon-Fauna Bessarabiens. Trav. Inst. Paléozool. Acad. Sci. URSS **1**, 81—134, Leningrad.

Kretzoi, M., 1938: Die Raubtiere von Gombaszög nebst einer Übersicht der Gesamtfauna. Ann. Mus. Nation. Hungar. **31**, 88—157, Budapest.

Kretzoi, M., 1952: Die Raubtiere der Hipparionfauna von Polgárdi. Annal. Inst. geol. publ. Hungar. **40**, 1—42, Budapest.

Kurtén, B., 1956: The status and affinities of *Hyaena sinensis* Owen and *Hyaena ultima* Matsumoto. Amer. Mus. Novit. **1764**, 1—48, New York.

Kurtén, B., 1957: *Percrocuta* Kretzoi (Mammalia, Carnivora), a group of Neogene hyenas. Acta Zool. Cracov. **2**, 275—404, Krakow.

Matthew, W. D., 1929: Critical observations upon Siwalik Mammals. Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. **56**, 437—560, New York.

Mohr, E., 1964: Bemerkungen über Hyänenkot und -koprolithen. Mitt. Hamburg. Zool. Mus., Kosswig-Festschr. 107—111, Hamburg.
Pavlović, M., und Thenius, E., 1965: Eine neue Hyäne (Carnivora, Mammalia) aus dem Miozän Jugoslawiens und ihre phylogenetische Stellung. Anz. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., Jg. 1965, 177—185, Wien.
Pilgrim, G. E., 1932: The fossil carnivora of India. Palaeont. Indica n. s. **18**, III + 232, Calcutta.
Schaub, S., 1941: Ein neues Hyaenidengenus von der Montagne de Perrier. Eclogae geol. Helv. **34**, 279—286, Basel.
Schlosser, M., 1891: Die Affen, Lemuren, Chiropteren, Insectivoren, Marsupialier, Creodonten Carnivoren des europäischen Tertiärs III. Beitr. Paläont. Öst.-Ung. u. d. Orients **8**, 1—107, Wien.
Stirton, R. A., und Christian, W. G., 1940: A member of the hyaenidae from the Upper Pliocene of Texas, J. Mammal. **21**, 445—448.
Stromer, E., 1931: Reste Süßwasser und Land bewohnender Wirbeltiere aus den Diamantfeldern Klein-Namaqualandes (SW-Afrika). Sitz.-Ber. Bayer. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Abt., Jg. 1931, 17—47, München.
Viret, J., 1954: Le loess à bancs durcis de Saint-Vallier (Drôme). Nouv. Arch. Mus. Hist. natur. **4**, 1—200, Lyon.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. E. Thenius, Paläontologisches Institut der Universität Wien, Wien I, Universitätsstraße 7/II, Österreich

Der Erdwolf, *Proteles cristatus* (Sparrman, 1783)

Von Hans Fremer Frhr. von Ketelhodt

Eingang des Ms. 10. 3. 1966

Meine persönlichen Beobachtungen am Erdwolf während meiner Tätigkeit an den Zoos in Johannesburg und East-London konnte ich erweitern durch die Unterstützung, die ich vom Kaffrarian Museum in King William's Town und vom Museum in East-London bekam. Beide Institute stellten mir bereitwillig ihr Aktenmaterial und sonstige Hilfe und Auskünfte über den Erdwolf zur Verfügung. Auch möchte ich Herrn T. G. Taylor danken für die schönen Aufnahmen, die diesen Bericht begleiten.

Der Erdwolf ist ein Raubtier, das als Unterfamilie Protelinae zur Familie der Hyaenidae gestellt wird. Es gibt nur die eine Art, von der bisher 7 Unterarten beschrieben wurden. Die Gattung *Proteles* kommt nur in Afrika vor, und zwar von Südafrika bis zum Somaliland und Sudan nach Norden. Innerhalb dieses Gebietes ist er dort anzutreffen, wo er seine Haupt- oder Lieblingsnahrung, die grasfressende Termite *Trinervitermes,* auf englisch „Harvester Termite", vorfindet im afrikanischen Gras- oder Buschfeld. Deshalb kommt er in waldreichen Gebieten oder im Gebirge nicht vor. Er ist nirgends häufig, aber sicher noch häufiger, als im allgemeinen angenommen wird.

Der Erdwolf ist ein Nachttier, das den größten Teil des Tages unter der Erde, meistens in verlassenen Höhlen des Erdferkels verbringt, da er bei hartem Boden oder harter Oberfläche nicht selbst imstande ist, seinen Unterschlupf zu graben. Nur dort, wo die Erde weich ist oder nach einem Regen ist er in der Lage, sich selbst einen Unterschlupf zu schaffen. Da der Erdwolf ständig am Ausbau seiner Höhle arbeitet, ist frisch aufgehäufte Erde am oder in der Nähe vom Eingang ein sicheres Zeichen dafür, daß der Bau bewohnt ist. Der Eingang selbst ist meistens ziemlich flach, etwa 30 bis 45 cm hoch.

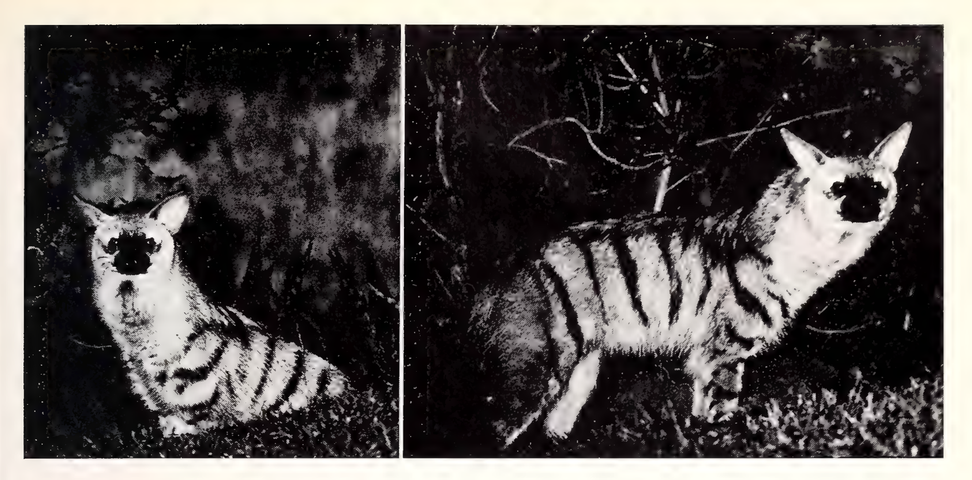


Abb. 1 und 2. Beim Verlassen der Höhle am späten Nachmittag

Die grasfressenden Termiten, die Hauptnahrung des Erdwolfs, leben in selbstgebauten Termitennestern oder Hügeln, die nach außen hin durch eine harte Kruste geschützt sind. Im Durchschnitt sind die Nester 30 bis 120 cm hoch und gehen bis 30 cm in den Boden. Der Umfang kann bis zu 8,4 m betragen.

In Gebieten, in denen die Bodentemperatur im Sommer sehr hoch ist, sind die Termiten nur in den kühleren Stunden, nachts oder am frühen Morgen, außerhalb des Nestes zu sehen. Die Arbeitertermiten verlassen um diese kühle Zeit den Bau, um Gras zu ernten, das in kurze Stücke geschnitten und dann einzeln in die Vorratskammern des Baues getragen wird. Auch werden zu dieser Zeit Erweiterungen am Bau vorgenommen, und es kann dann geschehen, daß große Teile der Hügeloberfläche mit unzähligen Termiten dicht übersät sind und dort natürlich eine leichte Beute des Erdwolfs werden. Für ihn ist es deshalb gar nicht nötig, die harte Kruste des Termitenhügels zu zerbrechen, um an die Termiten heranzukommen; auch wäre er gar nicht imstande, das zu tun. Dafür wäre er auf die Hilfe des Erdferkels angewiesen, das mit seinen scharfen Krallen der Vorderfüße leicht jeden auch noch so harten Termitenhügel aufbrechen kann. In solchem Fall müßte der Erdwolf sich mit dem begnügen, was das Erdferkel übrig läßt. Früher meinte man oft, der Erdwolf sei zu einem gewissen Teil auf die Hilfe des Erdferkels angewiesen, um zu seiner täglichen Ration Termiten zu kommen; das ist aber nicht der Fall.

Als Nahrung kommen außer Termiten alle Insekten und deren Larven in Frage, die er zu fangen in der Lage ist. Auch werden Eier von Vögeln, die am Boden brüten, nicht verachtet. Es wird auch berichtet, daß er Honig schätzt. Wenn er sehr hungrig ist, interessiert er sich auch für kleine Säugetiere wie Mäuse, kleine Ratten und Maulwürfe. Daß der Erdwolf häufiger bei verendeten Tieren, bei Aas, angetroffen wird, hat seinen Grund, denn er wird von den Maden, Würmern und Insekten angezogen, die sich dort in großen Massen ansammeln. Obwohl der Erdwolf zu den Raubtieren gehört, ist das für ihn eigentlich ein zu harter Ausdruck. Sein Gebiß ist auch für den Biologen von besonderem Interesse. Die Backenzähne fehlen oder sind stark rückgebildet; er braucht sie auch ja eigentlich gar nicht mehr, da er sich als Hauptnahrung auf Termiten spezialisiert hat.

G. G. Simpson (1945) stellt *Proteles* als Unterfamilie zu den Hyänen; doch diese Einstufung ist umstritten. Die Hyäne hat von allen Raubtieren das relativ stärkste, der Erdwolf das schwächste und am meisten rückgebildete Gebiß. Wenn der Erdwolf auch etwas äußere Ähnlichkeit mit der nordafrikanischen Streifenhyäne hat, so ist er

damit noch lange keine Hyäne. Abgesehen vom Gebiß ist der Erdwolf viel feiner gebaut und nicht so klotzig grob. Er hat an den Vorderfüßen je fünf, an den Hinterfüßen je vier Zehen, während die Hyänen nur vier an allen Füßen haben. Auch in der Färbung zeigen sich Unterschiede.

Die Meinungen darüber, ob der Erdwolf Schafe oder Lämmer angreift, gehen in Südafrika sehr weit auseinander. Als nachweislicher Termiten- und Insektenfresser hat er Schwierigkeiten frisches Fleisch zu fressen. Aber trotzdem mag es hier und dort vorkommen, daß vereinzelte Erdwölfe sich an neugeborenen Schaflämmern vergreifen und diese nach dem Töten teilweise verzehren. Es wird sich aber hier immer nur um Einzelfälle handeln.

Aus den Akten der Museen in East-London und King William's Town geht hervor. daß die dort untersuchten und präparierten Erdwölfe — ungefähr 12 aus verschiedenen Teilen der Cape Provinz — nur Termiten und Insekten als einzigen Mageninhalt hatten. Ein großer Schaffarmer in der Cape Provinz fing und tötete in den letzten Jahren auf seiner Farm 50 Erdwölfe, und bei allen fand er nur Termiten und Insekten als einzigen Mageninhalt vor. Bei Untersuchungen im King William's Town Museum wurde festgestellt, daß Stinkdrüsen vorhanden waren, aber keine faulen Gerüche verbreiteten.

Der Erdwolf ist stumm, außer wenn er angegriffen oder ausgegraben wird. Bei dieser Gelegenheit wurden an Knurren oder Grunzen erinnernde Laute gehört, aber niemals sehr laut.

Der Erdwolf wird nachts auf Futtersuche, meistens nur einzeln, angetroffen. In Gegenden, wo es viele Termiten gibt, wurden manchmal zwei, sicher ein Paar, gesehen. Zwei bis fünf Junge, meistens drei, werden am Ende des Winters, im südlichen Verbreitungsgebiet von September bis Dezember, unter der Erde in Höhlen geboren. Beide Eltern kümmern sich um die Aufzucht der Jungen solange, bis diese stark genug sind, für sich selbst zu sorgen. Wenn von Hunden angegriffen, soll er sich meistens tapfer verteidigen. Die gesträubten langen Rückenhaare sollen dabei den Angreifer abschrekken und verwirren.

Auf einer Schaffarm in der Nähe von East-London konnte öfter beobachtet werden, daß Erdwölfe zum Koten und Urinieren immer die gleiche Stelle benutzten, ein sogen. Klosett, das meistens 25 bis 30 m vom Höhleneingang entfernt ist und von beiden Geschlechtern benutzt wird. Verscharren des Kotes wurde hier jedoch nicht beobachtet.

Schwarze Herdenboys von der Farm „Lambrook" bei Komga im Distrikt East-London, S. A., fanden an einem frühen Morgen im März 1962 (in Südafrika geht um diese Zeit der Sommer zu Ende) zwei Schafe, die in der Nacht wahrscheinlich von Schakalen getötet worden waren. Der Farmer, Herr Rensburg, wurde sofort verständigt, und er ordnete an, daß seine 8 speziell trainierten Schakalhunde gleich auf die frische Spur gesetzt wurden. Diese Hunde können nach abgeschlossenem Training von interessierten Kreisen auf den verschiedenen Regierungsversuchs- und Trainingsstationen gekauft werden. Bei den toten Schafen angekommen, fanden die Hunde auch bald eine frische Spur, die zu einer Höhle führte, deren Eingang ungefähr 20 m von den toten Schafen entfernt war. Frisch aufgehäufte Erde vor dem Eingang zeigte, daß sie bewohnt war. Jetzt erst wurde ein Teil der Hunde losgelassen, die auch sofort im Eingang verschwanden. Nach dem Lärm zu urteilen, muß im gleichen Augenblick ein Kampf auf Leben und Tod zwischen den Hunden und dem „Schakal" ausgebrochen sein. Es wurden bei dieser Gelegenheit knurrende Laute, mal stärker, mal schwächer vernommen. Es konnte aber nicht mit Sicherheit festgestellt werden, von wem diese Laute stammten. Dem Getöse nach war der Kampf sehr heftig; der „Schakal" setzte sich mit allen Kräften zur Wehr, und die Hunde mußten ihr Äußerstes geben, um nicht wieder aus der Höhle getrieben zu werden. Nach einiger Zeit wurde es plötzlich

stiller, und der Farmer ließ seine Hunde zurückrufen und festmachen. Mit dem Spaten begannen Arbeiter den Eingang aufzugraben. Die Höhe war etwa 40 cm, und der Tunnel zur Höhle war 2,5 m lang. Im Innern des Baues fand Herr RENSBURG aber keinen Schakal, sondern einen weiblichen Erdwolf mit drei Jungen. Die Hunde hatten die Mutter und zwei der Jungen bereits getötet, nur eines lebte noch und war glücklicherweise unverletzt. Dieser kleine Erdwolf war ein weibliches Tier von etwa 12 cm Höhe und sicher erst einige Wochen alt. Das tote Weibchen wurde sofort vom Farmer seziert, da er wissen wollte, ob es schuldig am Tode seiner Schafe war. Einziger Mageninhalt: Termiten! Damit war erwiesen, daß – obwohl die beiden Schafe in der Nähe der Höhle der Erdwölfe getötet wurden – diese damit nichts zu tun hatten. Leider wurden die Hunde durch die Nähe des Baues verwirrt und dadurch von den Schakalspuren abgelenkt.

Herr RENSBURG, selbst ein großer Tierfreund und Heger, nahm den kleinen Erdwolf in seine Obhut, und zu Hause angekommen, fand dieser in einem leeren Flügel seiner großen Vogelvoliere ein vorläufiges Zuhause. Er wurde Jaky getauft. Eine hölzerne Kiste diente als Unterschlupf, in den der Erdwolf sich sofort zurückzog. Am selben Tag noch wurde ihm Hackfleisch in Kuhmilch gereicht. Er war sehr interessiert an der Milch; das Fleisch aber blieb unberührt. Von nun an schlief das Tier am Tage, und am späten Nachmittag wartete es schon immer auf seine Milch. Die Futtermischung Hackfleisch in Milch wurde fortgesetzt angeboten, aber selbst nach vier Wochen wurde das Fleisch nicht angerührt. Trotzdem war Jaky munter und in bester Verfassung und bereits 7 cm gewachsen.

Um diese Zeit mußte Herr RENSBURG mit seiner Familie die Farm für zwei Tage verlassen. Jaky wurde bestmöglichst versorgt, da sich in diesen beiden Tagen niemand um ihn kümmern konnte. Doch welche Überraschung erwartete Herrn RENSBURG bei seiner Rückkehr! Jaky war nicht mehr in seinem Käfig; er hatte es fertiggebracht, in den benachbarten Vogelkäfig zu gelangen, der mit verschiedenen Arten von wilden Tauben, Wachteln und Frankolinen besetzt war. Der Anblick war schrecklich: 26 tote Vögel wurden gezählt. Der Käfigboden war bedeckt mit toten Vögeln und mit Federn. Sicher waren die Verluste durch Gegen-den-Draht-Fliegen entstanden. Von den 26 toten Vögeln waren nur drei ein wenig an der Brust angefressen. Jaky war sicher sehr hungrig, aber nicht imstande, mehr von den toten Vögeln zu fressen. Nach diesem Unglück entschloß sich Herr RENSBURG, Jaky nach East-London zum Queens Park-Zoo zu bringen.

Am selben Tag wurden wieder zwei tote Schafe gefunden, und alles war sehr ähnlich wie beim ersten Mal. Wieder wurde ganz in der Nähe der toten Schafe ein Erdwolf von Hunden gestellt und getötet; wieder bestand der Mageninhalt nur aus Termiten, und wieder war ein Erdwolf unschuldig am Tode der Schafe. Dieser Erdwolf war so fett, daß das Fleisch ganz gelb war.

Im Mai 1962 kam Jaky im Queens Park-Zoo an; er war ca. 20 cm hoch und wurde in der Nähe unserer Löwenfreianlage in eine Gehege gesetzt, das gegen Regen und Wind geschützt war und einen harten Boden hatte, der zum größten Teil mit grobem Seesand bedeckt war. Als Unterschlupf diente ihm eine Hundehütte mit Stroh, in die er sich sofort nach seiner Ankunft zurückzog.

Während meiner siebenjährigen Tätigkeit am Zoo in Johannesburg konnte ich Erfahrungen an vier Erdwölfen sammeln, die mir jetzt natürlich sehr zugute kamen. Da es rund um East-London noch sehr viele bewohnte Termitenhügel gibt, war es natürlich nicht schwierig, diese, die Lieblingsnahrung des Erdwolfs, zu bekommen, und so war das größte Problem, das richtige Futter zu haben, bereits geregelt. Unser Zoo-Lastwagenfahrer brachte auch bald einige größere Brocken eines Termitenhügels zum Zoo. Wir gewinnen die Termitenfracht auf folgende Weise: Der Beifahrer unseres Lastwagens zerkleinert sehr vorsichtig mit einem Spaten den Hügel, der meistens –

wenn es nicht gerade geregnet hat – sehr hart ist. So ein Stück kann 25 bis 100 lbs. und mehr wiegen. Diese Brocken werden nun vorsichtig auf das Auto geladen, damit die Stücke nicht weiterbrechen und so Termiten verloren gehen können. Je Woche werden ungefähr 2 bis 4 Termitenhügel teilweise abgetragen. Die Gefahr, daß wir eines Tages keine lebenden Termiten mehr zur Verfügung haben, ist sehr gering, da wir ja nur einen Teil des Termitenhaufens abbrechen, und die verbleibenden Termiten sofort wieder mit dem Ausbessern und dem Aufbau beginnen, so daß jeder teilweise zerstörte Termitenhügel eines Tages ganz wieder hergestellt ist. Die ganze Termitenfracht wurde immer im Gehege des Erdwolfes deponiert.

In den ersten Wochen nach seiner Ankunft haben wir dreimal täglich jeweils einen Brocken für den Erdwolf zerkleinert, um die Termiten frei zu bekommen. Das ist nötig, weil das Tier nicht imstande ist, dies selbst zu tun. Jedesmal nach dem Aufbrechen eines Brockens kam der Erdwolf sofort heran und begann mit seiner langen Zunge sehr schnell die freigewordenen Termiten aufzulecken. Dieser Vorgang kann verglichen werden und ist sehr ähnlich wie das Milchtrinken einer Katze, oder besser gesagt Milchlecken; nur ist die Zungenbewegung bei dem Erdwolf viel schneller. Mit den Vorderpfoten dreht er ständig kleinere Stücke, an denen er gerade Termiten aufleckt, um, damit er auch die Termiten auf der Unterseite bekommt. Dieses Auflecken muß immer sehr schnell gehen, da die freigewordenen Termiten natürlich einen neuen Schutz bzw. eine Deckung zu finden suchen. Es wurde beobachtet, daß der Erdwolf bei jeder Fütterung nur eine gewisse Menge zu sich nahm, obwohl er fressen konnte, soviel er wollte. Nach jeder Fütterung verlangte er zu trinken. Er zog unverdünnte Kuhmilch dem Wasser vor; ich möchte fast sagen, daß, wenn Milch täglich angeboten wird, er weiter keine flüssige Nahrung beansprucht. Nach jeder Fütterung zog er sich sofort wieder in seine Hütte zurück. Dort begann er zu scharren, als ob er ein Loch graben wollte, um sich vor den Blicken der Besucher zu verbergen. Da ihm das Eingraben nicht gelang, rollte er sich in die hinterste Ecke und schlief bis zur nächsten Fütterung.

Die ersten drei Wochen war er sehr scheu und war am Tage nur während der Fütterung aktiv; aber dann wurde er auf einmal zutraulich, spielte mit sich selbst und liebte es, sehr schnell in seinem Gehege herumzulaufen, wobei er immer scharfe Wendungen oder Haken machte wie ein von Hunden verfolgter Hase. Der buschige lange Schwanz diente ihm dabei als Steuer. Diese Bewegungen habe ich sehr ähnlich beim Löffelhund, *Otocyon megalotis*, beobachten können.

Er liebte es auch, in der Sonne zu schlafen, meistens morgens, wenn es noch nicht so heiß ist. Von Zoobesuchern, wenn sie sich normal bewegten, ließ er sich beim Schlafen oder bei der Fütterung nicht stören; sie wurden von ihm nicht beachtet. Er war nur sehr empfindlich bei fremden, ihm unbekannten Geräuschen und Bewegungen in- und



Abb. 3 (links). Beim Trinken der Milch — *Abb. 4 (rechts).* Bei der täglichen Termiten-Mahlzeit




Abb. 5 und 6. In Angriffsstellung; die Mähne ist längsgestreift

außerhalb seines Geheges. Er nahm dann meistens gleich eine Verteidigungs- bzw. Alarmstellung ein, d. h. seine längeren Rückenhaare begannen sich zu sträuben. In diesem Zustand verhielt er sich meistens breitbeinig stehend und auf einer Stelle verharrend, immer dem fremden Geräusch oder vermeintlichen Angreifer zugewandt. Diese Haltung soll sicher abschrecken oder Verwirrung stiften, um etwas Zeit zur Flucht zu haben. Von Anfang an kniete er sich beim Trinken mit beiden Vorderfüßen nieder und begann erst dann, die angebotene Milch aufzulecken. Schon nach einigen Wochen konnten wir feststellen, daß dem Erdwolf die von uns angebotene Nahrung sehr gut bekam und er sich in bestem Zustand befand. Um seine Ernährung möglichst abwechslungsreich zu gestalten, bot ich ihm frischgefangene Sperlinge an, die aber nicht beachtet wurden. Ebenfalls zeigte er kein Interesse an Mäusen, verschiedenen Insekten oder Hackfleisch. Das einzige, was er außer Termiten und Milch zu sich nahm, waren frische Eier von unseren Zwerghühnern, in der Milch gereicht. Ich möchte sogar behaupten, daß Eier wenn erreichbar, zu seiner natürlichen Nahrung gehören.

Nach drei Monaten reduzierten wir seine Fütterung auf zwei Mahlzeiten täglich. Etwa um 8 Uhr morgens und um 5 Uhr nachmittags wurde gefüttert. Die Milch, etwa 1 Liter je Tag, wurde nur am Nachmittag gereicht. Wasser stand immer zur Verfügung, wurde aber nicht beachtet. Wir beobachteten, daß der Erdwolf sich immer nur an einer bestimmten Stelle im Käfig „verewigte". Vor dem Koten macht er immer erst mit den vorderen Pfoten ein Loch in den Sand, und sofort nach dem Koten, ohne sich umzudrehen, beginnt er abwechselnd mit den Vorderpfoten den Kot mit Sand zu bedecken. Dieser Vorgang des Bedeckens dauert so lange, bis er den aufgehäuften Sand an seinen Schenkeln fühlt; erst dann dreht er sich um, um alles zu besehen und zu beriechen. Eine Katze verhält sich bei solchem Vorgang sehr ähnlich.

Nach sieben Monaten in unserer Pflege, Jaky war nun neun Monate alt und ca. 38 cm hoch, war es nötig, ihn in ein besser geeignetes Gehege zu bringen. Wir fanden dafür eine größere, offene Anlage, die mit einer Mauer (160 cm hoch) umgeben ist, und in deren Mitte sich eine grasbewachsene Erhöhung befand, mit einheimischen Sträuchern und Aloen bepflanzt. Wir bauten sogar eine Höhle, damit er sich am Tage teilweise zurückziehen kann. Für den Besucher ist er deshalb nicht immer sichtbar. Um die Erhöhung verläuft ein gepflasterter Weg, der ca. 15 cm hoch mit grobem Seesand bedeckt ist. Da der Erdwolf es liebt, schnell im Gehege herumzulaufen und mit dieser dadurch gewonnenen Geschwindigkeit versuchen könnte, die Mauer anzuspringen, haben wir an verschiedenen Stellen quer zur Mauer gefällte Baumstämme verteilt, so daß er dort seine Geschwindigkeit bremsen muß. In der neuen Anlage angekommen, zog er sich nach einer kurzen Inspektion in die von uns konstruierte Höhle zurück. Aber schon

am zweiten Tage versuchte der Erdwolf an verschiedenen Stellen auf dem Hügel zu graben, da, wo die Erde weich war. Am dritten Tage war er bereits verschwunden. Jaky hatte es geschafft, eine neue Höhle zu graben. Die Höhle war so tief, daß man ihn vom Eingang aus nicht mehr sehen konnte. Er arbeitete dann ständig am Ausbau seiner Höhle.

Seit er in der neuen Anlage war, reduzierten wir die täglichen Fütterungen noch weiter. Da der Erdwolf zur Morgenfütterung nicht mehr erschien, wurde er nur noch nachmittags einmal gefüttert, und es zeigt sich auch, daß, wenn genug Termiten zur Verfügung stehen und er nach Belieben fressen kann, fünf Fütterungen in der Woche genug sind. Der Liter Milch muß aber täglich gereicht werden. Es wurden niemals, auch nachts nicht, irgendwelche Lautäußerungen vom Erdwolf gehört, und so darf man annehmen, daß er unter normalen Verhältnissen als stumm angesehen werden kann. Der Erdwolf ist ganz harmlos und hat in all den Jahren noch niemals versucht — wenn auch noch so hungrig — seinen Pfleger anzugreifen. In der neuen Anlage mußten wir unsere Fütterungsmethode etwas ändern, da wir nun nicht mehr die ganze Termitenfracht in der Anlage deponieren können, die ja offen ist. So mußten wir einen speziellen Platz konstruieren, wo wir die Termitenhügelbrocken aufbewahren können. Er mußte zementiert und mit einer Wasserrille umgeben sein. Diese Konstruktion war nötig, da wir unsere Termiten vor den roten Ameisen schützen müssen, die hier in diesem Klima in großen Massen ankommen und in kurzer Zeit alle weißen Termiten weggetragen hätten. Auch hindert die Wasserrille die Termiten am Entweichen; sie beginnen ja gern in den kühlen Stunden zu wandern. Es ist vielleicht von Interesse, daß Jaky, nun ausgewachsen ca. 40 cm hoch, die Methode zu trinken in der Weise geändert hat, daß er sich nunmehr vollkommen flach vor dem Behälter zum Trinken hinlegt, um ohne jede Hast die dargebotene Milch aufzulecken. Wie wesentlich schneller geht doch seine Zunge beim Auflecken der Termiten! Auch dieser Vorgang kann verglichen werden mit dem entsprechenden bei einer Katze, die Milch trinkt. Auch in der neuen Anlage wurde nur an einer bestimmten Stelle gekotet und alles wieder sorgfältig verscharrt. Ich habe beobachtet, daß der Erdwolf sich morgens manchmal für einige Stunden vor seiner Höhle sonnt. Das ist aber nur der Fall, wenn er hungrig ist. Nach einer guten Mahlzeit kann es vorkommen, daß er bei Tageslicht bis zu 48 Stunden unsichtbar bleibt. Wenn er also bei Tage sichtbar wird, dann ist er hungrig. Es kommt auch manchmal vor, daß Jaky sich überfressen oder zu hastig gefressen hat. Er begann zu würgen und gab einen Teil der gerade gefressenen Termiten wieder von sich. Diese Auswürfe werden vom Erdwolf nicht mehr berührt. Es war dabei sehr interessant, daß nur Termiten und Schleim hervorgebracht wurden. Obwohl ein zerkleinerter Termitenhügel viel mehr Erde, Sand und Nestmaterial als Termiten enthält, werden vom Erdwolf nur die Termiten aufgeleckt. Es ist wirklich ein Wunder, daß sowas möglich ist bei der Geschwindigkeit, mit der die freigewordenen Termiten aufgeleckt werden mit einer scheinbar ganz normalen Zunge, wie sie jeder Hund haben könnte. Vielleicht werden auf diese Weise die Jungen gefüttert. Die halbverdaute Nahrung wird wieder heraufgewürgt und vor den Jungen ausgespuckt, die wiederum dieses sofort zu sich nehmen. Nach meiner Schätzung frißt der Erdwolf bei einer Mahlzeit bis zu 1 Pfund reine Termiten.

Schon immer machte ich mir Gedanken, wie es möglich ist, daß ein Tier von der Größe des Erdwolfes ausschließlich von Termiten leben kann. Warum schätzen sogar Papageien, Turakos, Tauben unter anderem Termiten? Was ist es, und welchen Nährwert haben diese Tiere? Um eine genaue Analyse zu bekommen, habe ich einen Termitenhügelbrocken gewogen, der gerade frisch abgetragen war; das Gewicht betrug 25 Pfund. Alle Termiten wurden sorgfältig auf einem großen Bogen Papier ausgeschüttelt und wieder aufgesammelt und sofort zu unserem städtischen Laboratorium gebracht, wo eine sehr genaue Untersuchung durchgeführt wurde. Reingewicht der Termiten ca. 1 Pfund. Siehe beigeschlossenen Untersuchungsbefund!

Bio-Chemical Laboratory
City Engineer's Department – East London
Laboratory Report

Laboratory No. 64/6885.

Report on the examination of termite nest submitted by Mr. H. F. von Ketelhodt on 8th October, 1964.

Analytical Results

1. Two random samples, each of approximately 250 gm. were taken from the nest. The ants were killed with ether vapour and hand sorted from the nest material. Ants and nest material were then weighed separately.
   "Ant content" of nest: 1. 5.2 gm./100 gm
   2. 3.8 gm./100 gm
   Mean 4.5 gm./100 gm

2. In an attempt to provide an estimate of the nutritional value of the ant material, the following analysis was carried out on the ants obtained in (1) above.

Moisture	77.50 %	Consisting of:	
Fat (Ether extract)	1.73 %	Acid insoluble matter (a)	1.83 %
Protein (N×6.25)	14.95 %	Calcium as Ca	0.17 %
Residue after ignition	2.72 %	Phosphorus as PO_4	0.20 %
		Sodium as Na	0.05 %
		Iron as Fe	0.04 %

(a) probably largely adherent and ingested sand.

3. Number of insects/gm. 160 (mean of three determinations)
   Mean weight of individual insects 6.25 mg.

(Sgd) G. Thornton
Biochemist

Das Ergebnis ist wirklich erstaunlich. Es besagt, daß Termiten so nahrhaft sind, daß sogar wir Menschen von ihnen leben könnten. Es läge nur an unseren Frauen, diese Tierchen schmackhaft zuzubereiten. Ein Pfund Termiten hat denselben Nährwert wie 3/4 Pfund bestes Fleisch ohne Fett.

Weil Termiten (Harvester) Gras fressen, sind sie mehr oder weniger schädlich. In einem Jahr mit gutem Graswuchs ist der Schaden nur ca. 20 %, aber dem steht ein Schaden von ca. 60 % bei schlechtem Wuchs gegenüber. Bei jedem Nest wird das Gras im Umkreis bis zu 10 m geerntet. Deshalb werden von der südafrikanischen Regierung an interessierte Kreise Aufklärungsschriften über die Termitengefahr verteilt, die angeben, wie man am besten die grasfressende Termite bekämpfen und ihre Nester zerstören kann. Durch diese Maßnahme wird der Erdwolf im Laufe der Zeit mehr und mehr seiner Hauptnahrung beraubt. Um die Schakalplage mehr unter Kontrolle zu bringen, die ja in manchen Teilen des Landes Schaden bei Schaffarmern anrichten, hat die Regierung in verschiedenen Gegenden Hundetrainingsstationen eingerichtet, wo Hunde speziell für Schakalvernichtung ausgebildet werden. Da natürlich die Hunde nicht zwischen einem Schabrakenschakal, Silberfuchs oder Erdwolf unterscheiden können und werden, bedeuten sie eine sehr große Gefahr für den Erdwolf, und unzählige sind durch diese Hunde schon vernichtet worden. Und es wird immer schlimmer werden, da mehr und mehr Farmer diese Hunde für teures Geld erwerben. Diese Hunde sind sogar geschützt und dürfen nicht geschossen werden, selbst wenn sie eine frische Spur auf einer Nachbarfarm weiterverfolgen.

Auch die Eingeborenen dieses Landes stellen unserem Erdwolf nach und fangen und töten ihn, wo es nur möglich ist. Das Fleisch dieses Tieres ist sehr geschätzt bei ihnen, und sogar die Innereien werden für medizinische Zwecke benützt. Es wurden Eingeborene, die nachweislich Erdwolffleisch essen, von hiesigen Museumsbeamten gefragt, ob sie auch Schakale und Hundefleisch äßen, was aber immer verneint wurde.

Da der Erdwolf ein Nachttier ist, liebt er es, auf Futtersuche nachts herumzuwan-

dern, und unglücklicherweise benutzt er meistens bei seinen nächtlichen Streifzügen öffentliche Verkehrswege. Bei diesen Wanderungen wird jährlich von Autos eine große Anzahl durch die Scheinwerfer geblendet, überfahren.

So sind heute der Mensch und die trainierten Hunde die größten Feinde des Erdwolfes. Diese bewiesenen Tatsachen zeigen uns, daß die Zukunft unseres so harmlosen Erdwolfes gar nicht so rosig ist. Was kann und muß zur Erhaltung dieses so interessanten Tieres getan werden? Aufklärung! Nur bei intensiven Aufklärungsmaßnahmen, die schon in der Schule beginnen müssen, hat der Erdwolf noch eine kleine Chance, wenigstens für die nächste Zukunft bestehen zu können. Denn überall, wo der Mensch erscheint und lebt, wird er dieses Gebiet langsam ändern, und es wird deshalb seinen natürlichen Charakter verlieren. Wir können töten bis zur vollkommenen Vernichtung; aber mit diesem Wissen haben wir auch eine große Verantwortung.

Literatur

Roberts, Austin (1951): The Mammals of South Africa.

Simpson, G. G. (1945): The Principles of Classification and a Classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. New York. Vol. 85.

Anschrift des Verfassers: Hans Fremer Frhr. von Ketelhodt, Superintendent, Queens Park-Zoo, East-London, Süd-Afrika

Einige Bemerkungen zur Darstellung der Hyänen, Erdwölfe und Hyänenhunde in den Kulturen des Alten Orients

Von B. Brentjes

Eingang des Ms. 10. 12. 1965

„An Maßen gleiche ich dem Elefanten, in bezug auf das Gesicht dem buşu, was den Wuchs betrifft, so bin ich gewachsen wie eine Schildkröte." Die ‚Schöne', die sich hier in einem akkadischen Text recht eigenartiger Ideale rühmt, vergleicht im zweiten Vers ihr Gesicht dem buşu, einem Tier, das in den assyrischen Tierlisten (Landsberger, 1934, p. 8–9) zwischen Hund und Fuchs eingeordnet wird. Landsberger (p. 79) hat hieraus, und aus der Angabe an einem anderen Ort, das buşu hause in den Ruinen und sei zu erlegen, gefolgert, daß es sich um die Hyäne handele. Er verweist auch auf eine akkadische Redewendung, in der buşu verwandt wird: „Meine Knie, die gefesselt waren gleich (denen) einer Hyäne"[1]. Landsberger erklärt dieses Bild mit dem hinkenden Gang der Hyäne – es wäre allerdings auch eine andere Erklärung möglich, die wir aus ägyptischen Darstellungen erschließen können.

In Vorderasien sind Hyänenabbildungen aus dem Altertum ausgesprochen selten. Es war wohl ein gemiedenes Tier, ein unreines Tier der Wildnis. Nur auf einigen Gefäßmalereien des 4. und 3. Jahrtausends v. u. Z. treten Tiere auf, die wahrscheinlich Hyänen wiedergeben sollen (Herzfeld, 1941). Nicht vom Menschen beabsichtigt sind

[1] Die Identifizierung von buşu wird kompliziert durch den Nachweis, daß es neben dem Säugetier buşu auch einen gleichnamigen Vogel gab, einen „Hyänenvogel".

[2] Auch eine Vasenmalerei aus Susa zeigt wohl eine Hyäne.



Abb. 1. „Hyänen"-Mast, Grab des Ka-gemni, um 2300 v. u. Z. (Nach WRESZINSKI, T. III, 87)



Abb. 2. Jagdabenteuer des Amenemher mit einer Streifenhyäne (Nach WRESZINSKI, I, 21)

Hyänenspuren in einem Grab des 3. Jahrtausends v. u. Z. in Jericho. Es handelt sich um Koprolithen, die die Tiere zurückließen, als sie die Grabhöhle später bewohnten. In Vorderasien dürfte es sich durchweg um die Streifenhyäne handeln, auf die auch im allgemeinen die „Hyänen"-Darstellungen der ägyptischen Denkmäler gedeutet werden.

HILZHEIMER (1910) und andere haben an die zahlreichen „Hyänen"-Bilder des ägyptischen Alten Reiches – 2. Hälfte des 3. Jahrtausends v. u. Z. – in der Vergangenheit weitgehende Vermutungen geknüpft. Eine „Hyäne" mit zwei Jungen im Gewahrsam des Menschen erscheint auf den Reliefs des Sahure. Auf anderen Darstellungen ist die Mästung von „Hyänen" zu sehen. Darüber schrieb HILZHEIMER: „Das ist insofern interessant, als sie danach bei den Ägyptern nicht nur als zahmes Tier gehalten wurde – sie erscheint gelegentlich sogar als Masttier – sondern Haustier war, auf das das richtige Kriterium für ein Haustier zutrifft, nämlich daß es in der Gefangenschaft sich fortpflanzte und gezüchtet wurde."

Bei aller Hochachtung vor dem Senior altorientalischer Haustierforschung kann man sich dieser Ansicht nicht anschließen. Die vereinzelte Darstellung eines gehaltenen Tieres mit Jungen beweist noch nicht die Zucht. Die Jungen können mit dem Muttertier gefan-

gen sein – oder das Tier war trächtig, als es gefangen wurde, und warf in der Gefangenschaft. Auch die gelegentliche Fortpflanzung gefangener Wildtiere ist noch keine Zucht, zumal kein Beleg für eine Zähmung spricht. Vor allem die von HILZHEIMER erwähnten Mastszenen sprechen gegen den Haustiercharakter. Die Tiere werden, an Vorder- und Hinterläufen gefesselt, auf den Rücken geworfen und gewaltsam gestopft (Abb. 1).

Die zoologische Bestimmung der „Hyänen", die die Ägypter gehalten haben, muß zunächst einmal erörtert werden. HILZHEIMER, BOESSNECK (1951) und andere sehen in den Tieren Streifenhyänen. In früheren Arbeiten schloß ich mich dieser Deutung an, erhielt aber von mehreren Seiten kritische Hinweise (von den Professoren H. DATHE, H. PETZSCH und W. ULLRICH), die mich zur erneuten Überprüfung der vorliegenden Materialien zwangen. Hierbei ergab sich, daß die Streifenhyäne nur in einigen Fällen sicher identifiziert werden kann, und zwar durchweg nur in Jagdszenen, also in freier Wildbahn.



Abb. 3. „Hyäne" (Erdwolf) aus dem Grab des Nefer (Nach BOESSNECK, Abb. 32)



Abb. 4. Erdwolf, Nach „The International Zoo Yearbook" Vol. V. London 1965 (Aufnahme: T. G. TAYLOR)

So erzählt eine Wandmalerei aus dem Grab des Amenemheb (um 1450 v. u. Z.) ein Jagdabenteuer des Bestatteten, der auf eine große Hyäne gestoßen und von ihr angegriffen worden sei (WRESZINSKI, 1936, Bd. I, Taf. 21). WRESZINSKI nennt das Tier nach DAVIES die „große Hyäne des Sudan, die auch Esel angreift", womit vermutlich die braune Hyäne gemeint sein soll. Auf den ersten Blick könnte diese Bestimmung akzeptiert werden, wenn nicht der für die Streifenhyäne typische langhängende Schwanz zur Vorsicht mahnen würde. Näheres Zusehen läßt dann über dem Rücken die gesträubte Mähne und die Streifung des Körpers erkennen.

Noch deutlicher ist die Streifenhyäne im Ken-Amun-Grab (DAVIES, 1930, Bd. 1, S. 37, Taf. 48), die ein neuge-

borenes Wildeselfohlen verschlingt. Auch Jagdszenen in Gräbern des Neuen Reiches, wie beispielsweise im Userhet-Grab (um 1435 v. u. Z.) zeigen Streifenhyänen (Wreszinski, I, 26).

Bei Malereien ist die Identifizierung relativ einfach. Schwerer ist die Bestimmung unbemalter Reliefs. Bedauerlicherweise sind die Nutzungsszenen unbemalt. Eine Ausnahme bilden die Reliefs im Grab des Nefer (Altes Reich) (Boessneck, Abb. 32). Sie stellen neben anderen Tieren eine gestreifte „Hyäne“ dar, die an Schwanz und Rücken festgehalten wird. Die Größenverhältnisse besagen nichts über die Größe des Tieres. Sie sind in der ägyptischen Kunst stets vernachlässigt worden. Die Proportionen hingegen sind zuverlässig, sie entsprechen nicht dem gedrungenen Bau einer Streifenhyäne. Der schmale Kopf und die schmalen, hohen Läufe mit dem langen Schwanz lassen an einen Erdwolf denken (Abb. 4). Noch deutlicher wird die Bestimmung als Erdwolf bei „Hyänen“-Bildern auf ägyptischen Ostraka der 19. Dynastie (Brunner-Traut, Nr. 130, 130). Die Tiere dieser Ostraka werden als Hyänen oder Schakale angesehen: Schlanke, hochbeinige Tiere mit starker Streifung und langem, buschigem Schwanz nebst einer steifen Mähne zeigen den Erdwolf-Charakter deutlich.



Abb. 5. Erdwölfe auf ägyptischen Ostraka der 19. Dynastie (Nach Brunner-Traut, Nr. 130.131)

Ein Relief aus dem Grab des Ptah-hetep in Sakkara (5. Dynastie, um 2400 v. u. Z.) (Wreszinski, II, 18) (Abb. 6) bietet zwei Erdwölfe am Halsband und ein freilaufendes Jungtier. Auch hier weisen Größe und Gestalt auf den Erdwolf hin. Im großen „Hyänenfries“ des Ka-gemni-Grabes (Wreszinski, III, 587) wird ein Erdwolf mit einem Strick um den Unterkiefer vorgeführt – eine Halteweise, die bei dem Gebiß der Streifenhyäne kaum möglich sein dürfte. Hingegen wird der Ausfall mehrerer Backenzähne für den Erdwolf wiederholt berichtet (Hilzheimer, 1915, S. 37–38).

Im Grab des Mereru-ka (6. Dynastie, Sakkara) (16) stehen hinter der Szene mit der Hyänen-Mästung zwei angebundene Tiere gleicher Form, jedoch mit hängenden Ohren. Es können hiermit keine nur beim Haustier auftretenden Schlappohren gemeint sein. Aber Verreaux berichtet (Brehms Tierleben, 2. Aufl. 1893, Bd. 1, S. 231), daß aufgescheuchte Erdwölfe mit „zornig gesträubter Mähne, Ohren und Schwanz hängend“

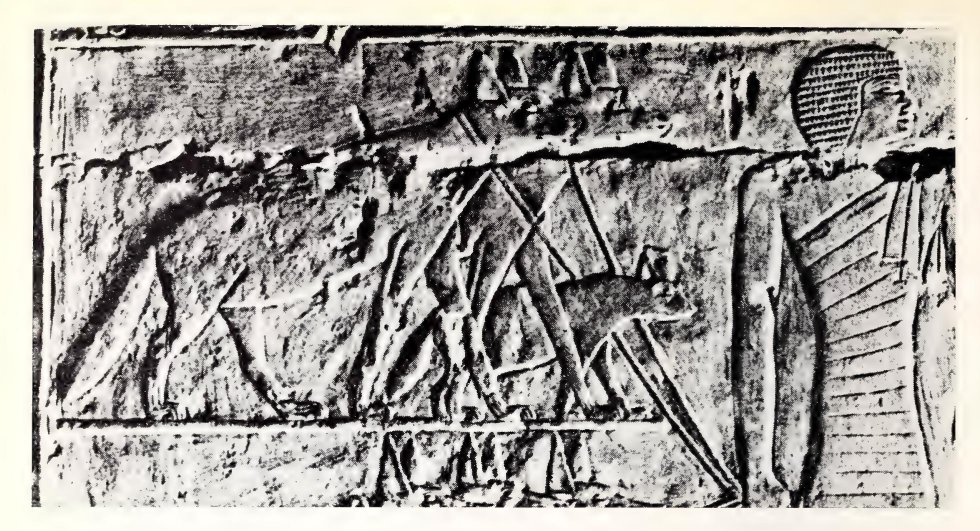


Abb. 6. Erdwölfe am Halsband, Ptahhetep-Grab, 5. Dynastie (Nach Wreszinski, III, 18)

aus ihrem Bau gekommen seien. Wahrscheinlich haben wir es auch hier mit erregten Tieren zu tun, die die bevorstehende Mastprozedur erschreckt (Abb. 7). Bei den niedergeworfenen und gemästeten Tieren ist zumeist die Mähne gesträubt, bei den stehenden Tieren nicht (Abb. 1 und 8). Es handelt sich anscheinend zumeist um weibliche Tiere. Als Futter dienen gerupfte und vermutlich gebratene Enten.



Abb. 7. Angebundene Erdwölfe mit hängenden Ohren, Grab des Mereru-ka (Nach Wreszinski, III, 37)

Ein Erdwolf gehört auch zu den Schlachttieren auf den Reliefs im Grab des Snofru-jenaschtef (Wreszinski, I, 415). Das darüber stehende Tier könnte ein Löffelfuchs sein (Haltenorth, S. 192) (Abb. 9).

Den Transport eines gefangenen Erdwolfes zeigt ein thebanisches Grabrelief, auf dem zwei Männer einen gefesselten Erdwolf an einem durch die Beine gesteckten Stab tragen (Wilkinson, III, Nr. 318).

Im Zusammenhang mit den Hyänen sei auf die seltenen Hinweise auf den Hyänenhund eingegangen. Seit Keller findet sich immer wieder (Bodenheimer, S. 44) die

Behauptung, der Hyänenhund sei im Niltal im 3. Jahrtausend abgerichtet bei der Jagd auf Gazellen und Antilopen vom Menschen benutzt worden. Diese Angaben beruhen auf irrtümlichen Interpretationen von Jagdhund-Darstellungen.



Abb. 8. Mästung im Mereru-Ka-Grab (Nach Wreszinski, III, T. 37)



Abb. 9. Erdwolf und Löffelfuchs (?). Relief aus dem Grab des Snofru-jen aschtef (Nach Wreszinski, I, 415)

Zusammenfassung

Altägyptische Grabreliefs und Ostraka (Bildscherben) des 3. und 2. Jahrtausends v. u. Z. zeigen mehrfach gefangene Wildtiere als Bestandteile von Tierhöfen. Hierzu gehört eine Tiergruppe, deren Darstellungen von HILZHEIMER und anderen als Hyänen gedeutet werden. Durch den Vergleich vor allem bemalter Reliefs und gemalter Darstellungen mit Hyänen und verwandten Tieren versuche ich zu beweisen, daß es sich um Erdwölfe handelt. Der Fang zum Zweck der Schlachtung muß die ägyptische Erdwolfpopulation stark dezimiert haben.

Summary

Ancient Egyptian funerary reliefs and ostraca (picture-sherds) from the third and the second millenium B. C. often represent captive game as elements of stockyards; they include a group of pictures of animals, which are believed by HILZHEIMER and others to represent hyaenas. By comparisons of painted reliefs and paintings with hyaenas and related forms I have tried to demonstrate that these pictures represent *Proteles cristatus.* Catching for the purpose of killing for meat must have decimated the Egyptian population of *Proteles cristatus.*

Literatur

BODENHEIMER, F. S. (1960): Animals and Man in Bible Lands. Leiden.
BOESSNECK, J. (1951): Die Haustiere von Altägypten. München.
BREHMS Thierleben (1893): 2. Aufl., Bd. I.
BREHMS Tierleben (1915): 4. Aufl., Bd. 12, p. 37—38.
BRUNNER-TRAUT, E. (1956): Die altägyptischen Scherbenbilder. Wiesbaden.
DAVIES, N. DE GARIS (1930): The Tomb of Ken-Amun I. New York.
HALTENORTH, TH. (1958): Rassehunde — Wildhunde. Heidelberg.
HERZFELD, E. E. (1941): Iran and the Ancient East. London — New York.
HILZHEIMER, M. (1910): Die Tierdarstellungen. In: L. BORCHARDT, Das Grabdenkmal des Königs Sahure. Leipzig.
HILZHEIMER, M. (1915): Raubtiere. In Brehms Tierlieben, 4. Auflage, Bd. 12, p. 37—38.
LANDSBERGER, B. (1934): Die Fauna des Alten Mesopotamien nach der 14. Tafel der Serie HAR-Ra = Hubullu. Leipzig.
WILKINSON, J. G. (1878): Manners and Customs of Ancient Egyptians, III. London.
WRESZINSKI, W. (1936): Altas zur altägyptischen Kulturgeschichte I—III. Leipzig.

Anschrift des Verfassers: Dr. B. BRENTJES, Berlin-Lichtenberg, Eberhardstraße 3

Trennung von Bullenspermien durch Sedimentation und Zentrifugation und das Geschlecht der geborenen Kälber[1]

Von E. SCHILLING

Aus dem Max-Planck-Institut für Tierzucht und Tierernährung Mariensee/Trenthorst
Direktor: Prof. Dr. M. Witt

Eingang des Ms. 13. 11. 1965

Der Wunsch nach einer willkürlichen Geschlechtsbeeinflussung bei höheren Tieren oder dem Menschen gehört zu den noch ungelösten Problemen der Biologie. Dabei ist der Mensch seit erdenklichen Zeiten bestrebt, das Geschlecht seiner eigenen Nachkommen

[1] Vortrag gehalten auf der Tagung der „Gesellschaft für Säugetierkunde" am 7. 10. 1965 in Braunschweig und auf der Annual Conference der „Society for the Study of Fertility" am 7. 7. 1965 in Edinburgh.

oder auch das seiner größeren Haustiere nach seinem Willen zu steuern. Bei allen Völkern, primitiven und hochentwickelten, bestehen noch heute zahlreiche „weise Regeln und Ratschläge" über die Zeugung ♂ und ♀ Nachkommen. Vieles ist Aberglaube. Andere Vorstellungen hat man inzwischen nachgeprüft und widerlegt. Trotzdem haben Wissenschaftler immer wieder versucht, praktizierbare Verfahren zur Geschlechtsbeeinflussung bei Haustieren zu entwickeln. In eigenen Untersuchungen wurde jetzt die Brauchbarkeit eines „Sedimentationsverfahrens" für das Rind geprüft. Dabei werden methodische Vorgänge besprochen und Ergebnisse über Verschiebungen im Geschlechtsverhältnis bei den Versuchskälbern mitgeteilt.

Seit man weiß, daß das Geschlecht der Säugetiere durch einen bestimmten chromosomalen Mechanismus bereits bei der Vereinigung der Keimzellen festgelegt wird, sind die Vorstellungen über eine experimentelle Geschlechtsbeeinflussung sehr viel konkreter geworden. Danach ist eine Geschlechtsbeeinflussung nur *vor* oder *während* der Befruchtung möglich. In verschiedenen Experimenten hat man versucht, durch Vorbehandlung der Elterntiere, z. B. durch Verfütterung bestimmter chemischer Substanzen oder durch Behandlung mit Hormonen, eine der beiden Keimzellarten positiv oder negativ zu beeinflussen. Erfolge erzielte man damit aber nicht. Derartige Behandlungen können vielleicht geringe Verschiebungen im Geschlechtsverhältnis bewirken; sie berühren den Mechanismus der Geschlechtsbildung in seinem Kernpunkt aber nicht. Der einzige Weg zur Lösung des Problems besteht darin, X- und Y-Spermien zu trennen und mit möglichst reinen Fraktionen weibliche Tiere zu besamen. Leider ist bis heute noch nicht bekannt, in welcher Weise sich X- und Y-Spermien voneinander unterscheiden — ob in morphologischer, physiologischer oder biochemischer Hinsicht — und welche Methoden zu ihrer Trennung anzuwenden sind.

Anfang der 30er Jahre bestand einmal große Hoffnung, ♂- und ♀-bestimmende Spermien durch Behandlung mit sauren oder alkalischen Lösungen anzureichern oder in ihrer Befruchtungsfähigkeit zu begünstigen. Doch konnten die positiven Untersuchungsergebnisse von Unterberger und Kirsch (1932) in späteren Experimenten nicht bestätigt werden. Auch die Theorie Vera Schröders (1941), X- und Y-Spermien durch Elektrophorese zu trennen, war zunächst vielversprechend. Schröder beobachtete eine unterschiedliche Polorientierung der Samenzellen im elektrischen Feld. Besamungen mit Anodensperma brachten beim Kaninchen mehr weibliche Nachkommen, aus Kathodensperma gingen mehr männliche Tiere hervor. Auch diese Ergebnisse konnten von späteren Untersuchern nicht wieder reproduziert werden.

Eine andere Methode, X- und Y-Spermien voneinander zu trennen, basiert auf der Vorstellung, daß sich beide Keimzelltypen größenmäßig unterscheiden müßten, weil das X- und Y-Chromosom verschieden groß seien. Es wurden zwar viele Spermienkopfmessungen vorgenommen, bis heute konnte aber eine bimodale Häufigkeitsverteilung in der Spermiengröße nicht nachgewiesen werden (Krajnc 1964).

Lush (1925) glaubte aber noch an einen Größendimorphismus der Spermatozoen und versuchte, X- und Y-Spermien durch Zentrifugation voneinander zu trennen. Die Methodik war jedoch unzureichend, die Trennungen nicht exakt, und der Nachweis einer Geschlechtsbeeinflussung gelang ihm nicht. Nach dem Kriege diskutierte dann Harvey (1946) die Anwendung genauerer Zentrifugationsmethoden. Daraufhin entwickelte Lindahl (1958) die Methode der Gegenstromzentrifugation zur Trennung von X- und Y-Spermien. Lindahl besamte auch Kühe mit schweren und leichten Spermien und erreichte tatsächlich eine Verschiebung des Geschlechtsverhältnisses im erwarteten Sinne. Besamungen mit schweren Spermien führten zu einem höheren Anteil weiblicher Kälber (57 %); mit leichten Spermien wurden mehr männliche Kälber geboren (59 %). Allerdings weichen diese Zahlen nicht signifikant vom natürlichen Geschlechtsverhältnis ab.

Zur Trennung der Samenzellen nach ihrem unterschiedlichen Gewicht benutzte man

aber nicht nur Zentrifugationskräfte, sondern auch die eigene Schwerkraft der Spermien. Kampschmidt u. Mitarb. (1951) entwickelten eine einfache Apparatur zur Messung der Sedimentationsgeschwindigkeit von Bullenspermien, und sie konnten zeigen, daß die Samenzellen in Medien mit unterschiedlichem Dottergehalt verschieden schnell absinken. Dieses Verfahren übernahm Bhattacharya (1958, 1962) zur Trennung der schweren X-Spermien von den leichten Y-Spermien. Während seiner dreijährigen Tätigkeit am Max-Planck-Institut in Mariensee untersuchte er Samen vom Kaninchen, Bullen und Hahn. Zur Trennung füllte er in eine senkrecht stehende Bürette 20 ml einer Mischung aus Eidotter und Glykokoll und brachte auf die Oberfläche dieser Flüssigkeitssäule 1 cm³ einer verdünnten Samenprobe. Dieses Medium besaß eine hohe Viskosität (90—120 c P) und ein spezifisches Gewicht von 1,013 bis 1,022. Die Versuche wurden bei 0° C ausgeführt, um die Eigenbeweglichkeit der Samenzellen auszuschalten. Bhattacharya beobachtete, daß nach 24 h etwa 70 % der aufgelegten Samenzellen am Boden der Bürette zu finden waren. In seinen praktischen Versuchen stoppte er den Fallprozeß aber bereits nach 12 h und fand dann die Spermien auf die oberen 12 Fraktionen der Bürette verteilt. Dabei sollten sich Hahnspermien in Form einer Gauß-Kurve, Bullen- und Kaninchenspermien in Form von 2gipfeligen Häufigkeitskurven verteilt haben (Abb. 1). Mit Samenzellen aus den unteren, mittleren und oberen Fraktionen wurden dann Kaninchenweibchen besamt. Die Fertilität des behandelten Samens war aber unzureichend; nur 41 von 176 besamten Häsinnen wurden tragend (23,3 %), und die durchschnittliche Wurfgröße betrug nur 3 Junge. Allerdings ergaben sich Abweichungen im Geschlechtsverhältnis im erwarteten Sinne. Aus Besamungen mit leichten Spermien gingen 24 ♂ und 7 ♀ Kaninchen hervor, mit schweren Spermien wurden 27 ♀ und 11 ♂ geboren. Wurde mit Spermien aus mittleren Fraktionen besamt, dann ergab sich für die übrigen 53 Nachkommen ein Geschlechtsverhältnis von 55 % ♂ : 45 % ♀, keine signifikante Abweichung vom natürlichen 1 : 1-Verhältnis. Im Besamungsjahr 1960 versuchte Bhattacharya, mit getrenntem Sperma auch Kühe zu besamen. Allerdings wurde kein Tier tragend, und die Versuche wurden eingestellt.

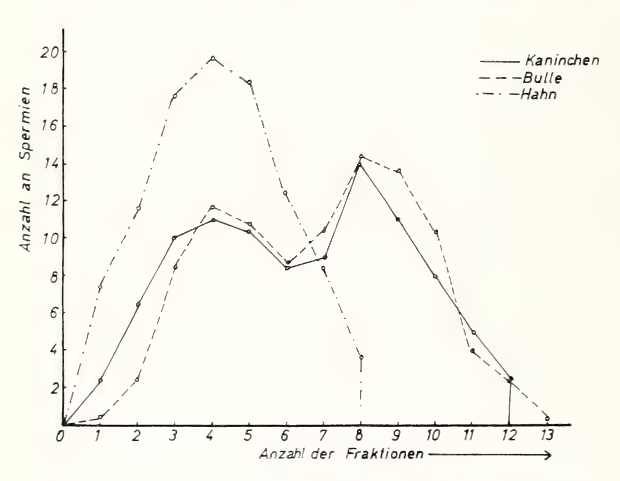


Abb. 1. Die Sedimentationsverteilung von Kaninchen-, Bullen- und Hahnspermien in verschiedenen Fraktionen der Sedimentationssäule (Aus: Bhattacharya, 1962).

Diese Methode der Spermientrennung mittels Sedimentation wurde in zahlreichen Laboratorien auf der ganzen Welt nachgeprüft. Bis jetzt ist aber noch keine Arbeit veröffentlicht worden, die seine Ergebnisse bestätigt. Nach unseren Informationen soll es vor allem auch nicht gelungen sein, zweigipfelige Häufigkeitskurven zu reproduzieren. Eine Veröffentlichung erschien kürzlich von dänischen Autoren (Andersen und Rottensten, 1962); diese Untersucher erhielten nach der von Bhattacharya benutzten Sedimentationsmethode sowohl aus den untersten als auch aus den obersten Fraktionen immer einen größeren Anteil an ♀-Nachkommen. Diese Abweichungen waren jedoch nicht signifikant verschieden vom 1:1-Verhältnis.

Eigene Untersuchungen

Auch im Institut in Mariensee ist nach dem Ausscheiden BHATTACHARYAS die Brauchbarkeit dieser Methode nachgeprüft worden. In den eigenen Untersuchungen beschränkten wir uns aber ausschließlich auf das Rind, weil nur bei dieser Tierart ein derartiges Verfahren praktische Bedeutung erlangen kann. Darüber hinaus ist nur bei einfrüchtigen Tieren das Verhältnis der vorgeburtlichen Sterblichkeit genau zu bestimmen. Das ist wichtig, weil LINDAHL (1960) zeigen konnte, daß bei vielfrüchtigen Tierarten das Ausmaß der vorgeburtlichen Sterblichkeit das Geschlechtsverhältnis bei der Geburt wesentlich beeinflußt und Versuchsergebnisse dadurch leicht fehlgedeutet werden können.

Wir arbeiteten zunächst mit der Originalmethode nach BHATTACHARYA. Übereinstimmend mit seinen Versuchsergebnissen hatten sich die Bullenspermien innerhalb von 12 Stunden auf die obersten 10 bis 12 Fraktionen verteilt. Wir fraktionierten über 200 Büretten und ermittelten die Verteilung der Samenzellen. In keinem Falle wurden Kurven mit 2 Häufigkeitsgipfeln gefunden. Die Spermien waren entweder „normalverteilt" oder zeigten meistens eine Anhäufung im Bereich der unteren Fraktionen (Abb. 2).

Nach der 12-h-Behandlung bei 0° C und in dem hochviskösen Medium waren Vitalität und Motilität der Samenzellen sehr vermindert. Bei der nachfolgenden Verdünnung zur Herstellung von Besamungsdosen wurden dann häufig Adsorption und Agglutination der Spermienköpfe mit Eidotter-Partikelchen beobachtet. Der behandelte Samen war offensichtlich wenig befruchtungsfähig. Trotzdem wurden 31 Kühe mit Sperma aus den untersten Fraktionen besamt. Wie erwartet, wurde keine Kuh tragend, wodurch erneut die Unbrauchbarkeit des von BHATTACHARYA angegebenen Mediums für Rinder bewiesen sein dürfte.

In eigenen Versuchsreihen wurde dann die Sedimentationsmethode überarbeitet und abgeändert. Das apparative Prinzip nach KAMPSCHMIDT erschien uns geeignet; für unbrauchbar hielten wir dagegen das Medium. Unser Ziel bestand darin, ein Medium zu entwickeln, das spermienfreundlich ist, eine normale Befruchtungsfähigkeit garantiert

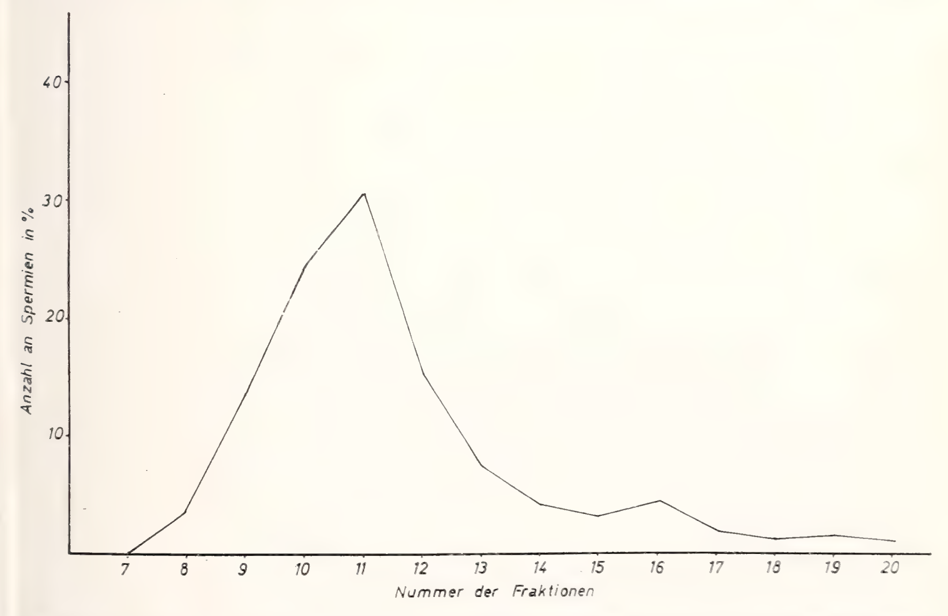
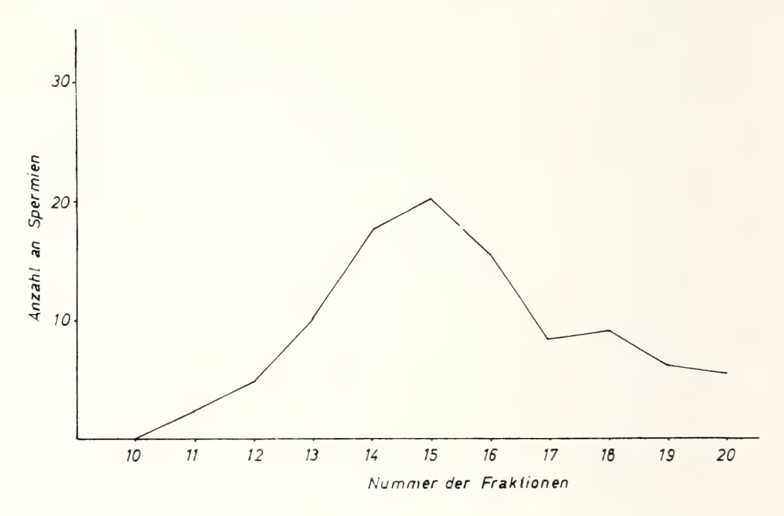


Abb. 2. Verteilung von Bullenspermien in verschiedenen Fraktionen von Sedimentationssäulen (Medium nach BHATTACHARYA)

und dennoch eine Auftrennung der Samenzellen in verschiedene Fraktionen ermöglicht. Dieses Medium wurde nach langer Erprobungszeit auch gefunden. Es unterscheidet sich aber grundlegend von BHATTACHARYAS Medium. Es setzt sich auch aus anderen Komponenten zusammen, hauptsächlich Magermilch, und ist nahezu homogen. Die Viskosität ist sehr niedrig, nur 9 bis 10 c P — also zehnmal geringer als in BHATTACHARYAS Medium — das spezifische Gewicht ist etwas höher und schwankt zwischen 1,038 bis 1,044.



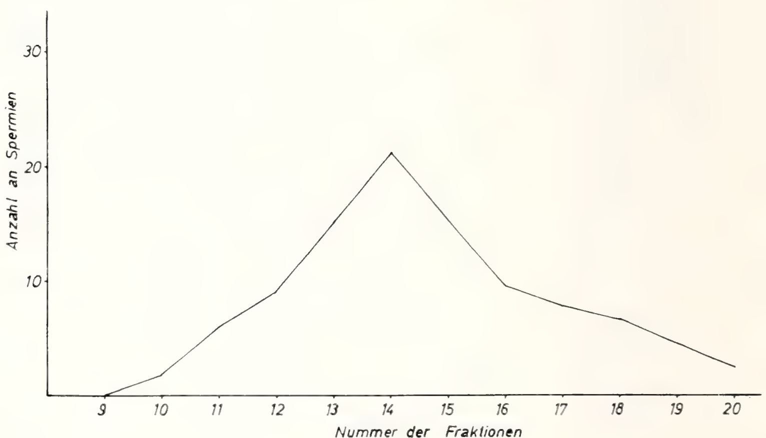


Abb. 3 a u. 3 b. Verteilung von Bullenspermien in Sedimentationssäulen mit 10 *(oben)* und 11 *(unten)* Fraktionen (Medium nach SCHILLING)

In diesem neuen Medium ist die Sedimentation der Bullenspermien in 10 bis 12 Fraktionen bereits nach 60 min und nicht erst nach 12 h beendet. Im Gegensatz zum Medium nach BHATTACHARYA konnte nach 60 min auch kein weiteres Absinken der Samenzellen beobachtet werden. Nach unserer Meinung handelt es sich hierbei um einen „echten" Trennungsprozeß in einem Medium bestimmter Viskosität und spezifischen Gewichts und nicht um eine Unterbrechung eines langsamen Fallprozesses. Die Feststellung der Spermienzahlen in den verschiedenen Fraktionen führte immer zu eingipfeligen Häufigkeitsverteilungen, niemals wurden Kurven mit 2 Maxima festgestellt (Abb. 3 a und 3 b).

Durch den kurzzeitigen Trennungsprozeß waren Motilität und Vitalität der Samenzellen kaum beeinträchtigt. Der Anteil an vorwärts-beweglichen Spermien war im Durchschnitt nur um 5 bis 10 % niedriger. Auch die spätere Verdünnung wirkte sich nicht nachteilig aus und die Samenzellen konnten sich immer frei zwischen den Milchpartikelchen bewegen, Agglutinationen wurden kaum beobachtet.

Besamungsdosen in der Größe von 1,0 bis 1,5 cm³ mit einer relativ hohen Zahl von Spermien (ungefähr 40 bis 80 Millionen) wurden durch nachfolgende *Zentrifugation* erhalten, weil sich das von BHATTACHARYA angegebene Verfahren zur Anreicherung der Samenzellen mittels einer nochmaligen Sedimentation in einem etwas dünneren Medium als ungeeignet erwies. Durch den Zentrifugationsprozeß ist wahrscheinlich noch eine weitere Auswahl an schweren Samenzellen erfolgt, denn es blieb immer eine gewisse Anzahl von Samenzellen, vermutlich leichtere, in der überstehenden Flüssigkeit zurück.

Die Zusammensetzung des Mediums war ganz spezifisch für einzelne Bullen und mußte entsprechend der Größe der Samenzellen, die individuell sehr variieren können (SCHILLING und KRAJNC, 1964), besonders „eingestellt" werden. Andernfalls war die Trennung erfolglos: die Samenzellen fielen dann entweder zu schnell bis auf den Boden der Bürette oder stoppten bereits in den ganz obersten Fraktionen. Das jeweils „richtige" Medium wurde empirisch gefunden, die genauen Zusammenhänge zwischen Spermiengröße und Beschaffenheit des Mediums werden zur Zeit erst untersucht.

In 3 aufeinanderfolgenden Jahren besamten wir insgesamt 139 Kühe[2] mit Samen aus den beiden untersten Fraktionen; das sind etwa 10 bis 15 % der aufgelegten Spermienzahl. Im letzten Versuchsjahr benutzten wir die 4 untersten Fraktionen, d. h. also etwa 30 % der Spermienzahl, um die Genauigkeit der Trennung zu testen und um mehr Trächtigkeiten zu bekommen. 66,7 %[3] der besamten Kühe wurden nach der ersten Besamung tragend und brachten ein Kalb. Das ist eine Fruchtbarkeitsrate, wie sie auch bei normaler künstlicher Besamung beobachtet wird. Das Geschlechtsverhältnis der neugeborenen Kälber ist in der nebenstehenden Tabelle zusammengestellt.

Geschlechtsverteilung von Kälbergeburten nach Besamungen mit schweren Spermien

Versuchsjahr	♀	♂	♀ in %	auf 100 ♀ kommen ♂
1961/62	6	1	85,7	17
1962/63	15	5	75,0	33
1963/64	39	20	66,1	51
Gesamt	60	26	69,8	43

Wie man sieht, ist in allen 3 Versuchsjahren die erwartete Verschiebung zum ♀ Geschlecht hin eingetreten. Selbst im 3. Versuchsjahr, wo auch Fraktionen mit leichteren Spermien verwendet wurden, bestand noch ein statistisch gesicherter Unterschied zum normalen Geschlechtsverhältnis ($P < 5{,}0\,\%$). Auf das Gesamtmaterial von 86 Kälbern bezogen, wurden 69,8 % Kuhkälber geboren; d. h. auf 100 Kuhkälber entfielen also 43 Bullenkälber ($P < 1{,}0\,\%$). Das natürliche Geschlechtsverhältnis vom Rind ist bei künstlicher Besamung immer etwas zugunsten ♂ Geburten verschoben. Aus Unterlagen deutscher Rinderbesamungsvereine ermittelten BAIER und HAEGER (1958) sogar 55,2 % männliche Nachkommen; d. h. auf 100 ♀ Nachkommen wurden 123 ♂ geboren.

[2] Die Besamungen wurden von den Tierärzten Dr. W. KÖHLER, Hagen, und Dr. W. RÖSTEL, Bordenau, durchgeführt. Dafür möchte ich beiden Herren sehr danken.

[3] 10 Kühe wurden als tragend verkauft, das Geschlecht der Kälber konnte nicht ermittelt werden.

untere Fraktion
obere Fraktion
unbehandeltes Sperma

Anzahl der Spermien (n = 900)
180
140
100
60
20

7,8 8,1 8,4 8,7 9,0 9,3 9,6 9,9 10,2 10,5 10,8 μ
Länge der Spermienköpfe

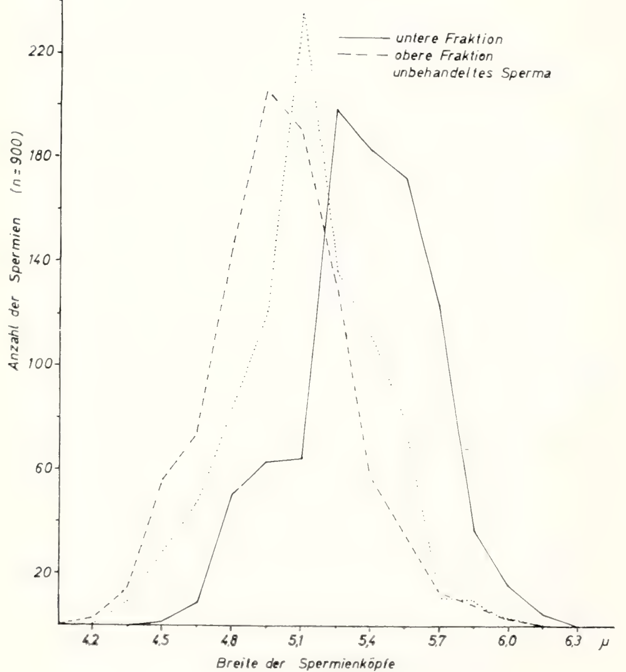


Abb. 4a (oben) u. 4b (links). Häufigkeitsverteilung in den Längen- und Breitenmaßen von Bullenspermien aus den unteren und oberen Fraktionen und von unbehandelten Samenzellen

Diskussion

Aus diesen Ergebnissen darf man wohl folgern, daß durch die Sedimentation in dem neu entwickelten Medium eine weitgehende Isolation von X- und Y-Spermien beim Bullen erfolgte. — Damit wird die Hypothese, daß die weiblich determinierten X-Spermien größer und schwerer sind, ein weiteres Mal bestätigt. Gegenwärtig werden auch Besamungen mit leichten Spermien aus den oberen Fraktionen durchgeführt. Wir erwarten dort eine Geschlechtsverschiebung zum ♂ Geschlecht.

Bei unserer Methode und unserem Medium ist von Interesse, daß wir eine Geschlechtsverschiebung erhielten, ohne daß die Samentrennung zu zweigipfeligen Häufigkeitskurven in den Spermienzahlen führte. Aus unseren Längen- und Breitenmessungen an den Spermienköpfen aus den obersten und untersten Fraktionen ging aber eindeutig hervor, daß die leichten Spermien kleiner als die schweren waren (Abb. 4 a und 4 b). Obgleich Bhattacharya (1962) beim Bullen und Kaninchen immer zweigipfelige Kurven fand, die Trennungen also scheinbar exakter waren, lassen seine Messungen am Kaninchensperma jedoch so deutliche Größenunterschiede zwischen leichten und schweren Spermien nicht erkennen; lediglich in der Spermienkopfbreite waren ähnliche Differenzen wie bei unseren Messungen feststellbar (Abb. 5 a und 5 b).

Kritische Einwände sind gegen Bhattacharyas Ansichten und Formeln über die Beziehungen zwischen Viskosität des Mediums und der Sedimentation der Spermien zu erheben. So bestimmte er die Viskosität des Mediums immer bei Zimmertemperatur und berücksichtigte nicht, daß diese bei 0° etwa 3- bis 4mal höher ist. Auch seine Angabe, hohe Viskosität des Mediums würde die Sedimentation der Spermien verlangsamen,

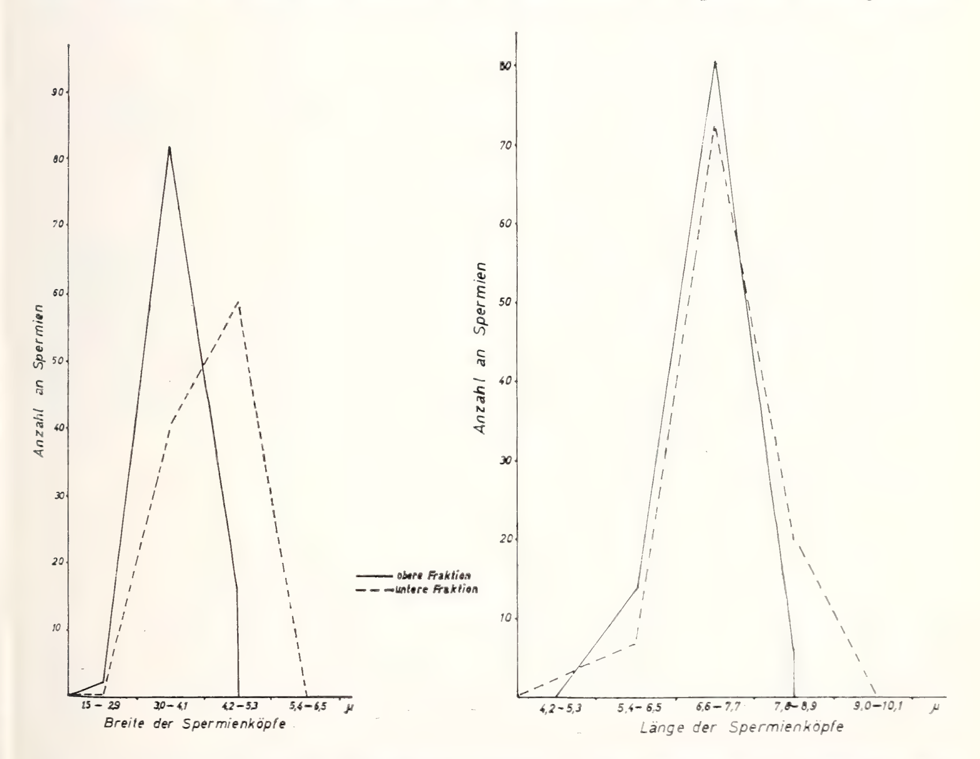


Abb. 5 a (links) u. 5 b (rechts). Häufigkeitsverteilung in den Längen- und Breitenmaßen von Kaninchenspermien aus unteren und oberen Fraktionen (gezeichnet nach einer Meßtabelle aus Bhattacharya, 1962)

kann in dieser allgemeinen Form nicht zutreffen. Wenn wir BHATTACHARYAS Medium homogenisierten, beobachteten wir eine Zunahme in der Viskosität um 20 bis 30 %, aber die Fallgeschwindigkeit der Spermien war schneller; bereits nach 4 bis 6 Stunden hatten die aufgelegten Samenzellen die ganze Bürettenlänge durchlaufen. Die Zusammenhänge zwischen Viskosität, spezifischem Gewicht, Partikelchengröße und Sedimentation der Spermien sind sicherlich außerordentlich kompliziert, die wissenschaftliche Klärung steht noch aus.

Trotz der erfolgversprechenden Resultate ist dieses Verfahren für eine praktische Anwendung noch ungeeignet. Die Technik ist sehr zeitaufwendig und der Beweis einer effektiven Geschlechtsverschiebung — auch für das männliche Geschlecht — muß an einem größeren Tiermaterial erbracht werden.

Die wichtigste Aufgabe unserer zukünftigen Forschungsarbeit sehen wir vielmehr darin, an weitgehend „gereinigten" Fraktionen von X- und Y-Spermien vielseitige physiologische, biochemische oder auch morphologische Untersuchungen vorzunehmen. Erst dann, wenn eine genaue Charakterisierung der X- und Y-Spermien möglich ist, werden sich auch Wege für eine sichere Geschlechtsbeeinflussung öffnen.

Mit derartigen Arbeiten wurde im Institut in Mariensee bereits begonnen (KRAJNC, 1964). So fanden wir morphologische Unterschiede zwischen beiden Spermientypen und sahen, daß die leichten Samenzellen eine günstigere Kopf-Schwanz-Relation aufwiesen. Vermutlich haben diese Spermien eine größere Beweglichkeit. Leichtere Spermien erwiesen sich in Resistenzversuchen gegen eine 1 %-NaCl-Lösung auch als widerstandsfähiger. Die mehrfach beochtete Überlegenheit des männlichen Geschlechts könnte durch diese Eigenschaften mit erklärt werden. Unsere Tastversuche über das Verhalten von schweren und leichten Spermien im elektrischen Feld ergaben bisher, daß keine bestimmte Polorientierung erfolgte. Gegenwärtig laufen auch biochemische Ermittlungen über den DNS-Gehalt der Spermienköpfe.

Für die nächsten Jahre erhoffen wir jedenfalls interessante Forschungsergebnisse, die uns vielleicht der Lösung des Problems einer Geschlechtsbeeinflussung einen kleinen Schritt näher bringen.

Zusammenfassung

Es wird eine kurze Literaturübersicht über experimentelle Versuche zur Geschlechtsbeeinflussung gegeben. Eingehend wird das Sedimentationsverfahren zur Trennung von X- und Y-Spermien besprochen. In eigenen Untersuchungen erwies sich ein von BHATTACHARYA (1958, 1962) entwickeltes Medium für das Rind als unbrauchbar. Es wurde ein neues Medium entwickelt, das spermienfreundlich ist und eine Trennung der Samenzellen innerhalb von 60 Min. ermöglicht. Nach der Sedimentation folgte noch eine Zentrifugation der schweren Samenzellen. Die Befruchtungsfähigkeit des Samens war gut, 66,7 % der Kühe wurden nach Erstbesamung tragend. Zur Besamung wurden nur schwere Samenzellen aus den unteren Fraktionen benutzt. In allen 3 Versuchsjahren waren, wie erwartet, mehr weibliche Kälber geboren worden. Von insgesamt 86 Kälbern waren 60 Kuhkälber, was einem Geschlechtsverhältnis von 70 % ♀ : 30 % ♂ entspricht. Verschiedene methodische Fragen werden diskutiert.

Summary

A brief review of literature is given about experiments of sex-control in mammals. BHATTACHARYAS method for separation of X- and Y-spermatozoa has been discussed in details. It has been demonstrated that this method was unsuccessful in cows. Therefore a new medium has been developed, highly specific for individual bulls, in which sedimentation of spermatozoa was finished after 60 min. The viscosity of the medium at 20° C was 9–10 c P, the specific gravity 1,038–1,044. A centrifugation followed the process of sedimentation. The fertility of the treated semen was normal, 67 % of the inseminated cows became pregnant. Inseminations with heavy spermatozoa caused a deviation in the normal sex ratio: 60 of 86 born calves (i. e. 70 %) were females. Several methodical problems have been discussed.

Resumé

On a établi un bref aperçu de littérature, concernant les recherches expérimentales sur la dédermination du sexe. Le procédé de séparation d'après BHATTACHARYA des spermatozoides X et Y a été discuté en détails. Il a été démontré que cette méthode n'est pas valable pour la vache. C'est pourquoi un nouveau médium a été développé, tout à fait particulier chez les taureaux individuels, dans lequel la sédimentation des spermatozoides était menée à bien en 60 minutes. La viscosité de ce médium est de 9—10 c P à 20° C, son poids spécifique de 1,038—1,44. Au procédé de sédimentation fait suite une centrifugation. La capacité de fécondation du sperme est bonne, 66,7 % des vaches ont été fécondées dès la première insémination. Insémination de spermatozoides lourds est la cause d'une déviation dansl'équilibre normal des sexes: sur 86 naissances, 60 génisses ont été obtenues. De nombreux problèmes de méthode ont été discutés.

Literatur

ANDERSEN, H., og ROTTENSTEN, K., 1962: Forsøg med kønskontrøl pa kaniner. Aarsberentning Inst. Sterilitesforskn. Kong. Vet -og Landbohøjskole Kopenhagen, 125—135.

BAIER, W., und HAEGER, O., 1958: Über das Geschlechtsverhältnis der Nachkommen aus der künstlichen Besamung. Berl. Münch. Tierärztl. Wschr. **71**, 426—428.

BHATTACHARYA, B. Ch., 1958: Sex control in mammals. Z. Tierz. Züchtbiol. **72**, 250—254.

BHATTACHARYA, B. Ch., 1962: Die verschiedene Sedimentationsgeschwindigkeit der X- und Y-Spermien und die Frage der willkürlichen Geschlechtsbestimmung. Z. wiss. Zool. **166**, 203—250.

GORDON, M. J., 1957: Control of sex ratio in rabbits by electrophoresis of spermatozoa. Nat. Acad. Sci. **43**, 913—918.

HARVEY, E. N., 1946: Can the sex ratio of the mammalian offspring be controlled? J. Hered. **37**, 71—73.

KAMPSCHMIDT, R. F., MAYER, D. T., HERMANN, H. A., and DICKERSON, G. E., 1951: Sedimentation of spermatozoa and settling of diluter solids and their effect upon survival of spermatozoa during storage. J. Dairy Sci. **34**, 21—27.

KRAJNC, A., 1964: Biometrische Untersuchungen an Bullenspermien und deren Beziehungen zur Fruchtbarkeit. Schriftenreihe d. Max-Planck-Instituts Mariensee, Heft 20.

LINDAHL, P. E., 1958: Separation of bull spermatozoa carrying X- and Y-chromosomes by counterstreaming centrifugation. Acta Agric. scand. **8**, 226—230.

LINDAHL, P. E., 1960: Experimental influence upon the distribution of the sexes in mammals by separation of male and female determining spermatozoa. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **74**, 181—197.

SCHILLING, E., und KRAJNC, A., 1964: Messungen an Bullenspermien und deren Beziehungen zur Fruchtbarkeit. V. Intern. Kongr. Fortpfl. u. K. B. Trient, Vol. III, 262—266.

SCHRÖDER, V., 1941: Künstliche Geschlechtsregulation der Nachkommenschaft der Säugetiere und ihre biologische Kontrolle. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol. **50**, 1—15.

UNTERBERGER, F., und KIRSCH, W., 1932: Bericht über Versuche zur Beeinflussung des Geschlechtsverhältnisses bei Kaninchen nach UNTERBERGER (I. Mitteilung). Mschr. f. Geburtshilfe u. Gynäkol. XCI, 17—22.

Anschrift des Verfassers: Dr. ERICH SCHILLING, 3051 Mariensee über Wunstorf, Max-Planck-Institut für Tierzucht und Tierernährung

Die Rolle der interorbitalen Breite bei der Unterscheidung aus Eulengewöllen stammender Schädel von *Microtus arvalis* und *Pitymys subterraneus*

Von Egon Schmidt

Eingang des Ms. 18. 2. 1965

Bei der Analyse von Eulengewöllen ist die Unterscheidung von *Microtus arvalis* (Pallas) und *Pitymys subterraneus* (De Selys-Longchamps) auf Grund der Schädel ein immer wiederkehrendes Problem. Während die Mandibeln mit Hilfe von M1 absolut sicher bestimmt werden können, verursachen die Schädel, besonders solche von aus Gewöllen stammenden Exemplaren, bei denen die Schädeldecke fast immer fehlt, viele Probleme. In der Praxis wird die Frage so gelöst, daß man mit Hilfe der Mandibel bestimmt, und danach abzählt. Wenn es sich aber nur um wenige Exemplare handelt, wo sich im Material eventuell nur ausschließlich Schädel finden, ferner bei fossilen Exemplaren, scheint es doch nötig zu sein, auf Grund der Schädel zu bestimmen.

Bei der Untersuchung von Eulengewöllen fiel die auffallende Breite des interorbitalen Teiles bei den vorgefundenen *Pitymys*-Schädeln im Vergleich zu denen von *Microtus arvalis* auf. Dies gab den Anstoß zu einer vergleichenden Untersuchung. Obwohl mir aus Eulengewöllen stammendes Material von beiden Arten reichlich zur Verfügung stand, habe ich, um ganz sicher zu gehen, meine Messungen am Material des Naturhistorischen Museums vorgenommen. Ich bin dabei den Herren Dr. J. Szunyoghy und Gy. Topál, die mir die Sammlung zur Verfügung stellten, zu größtem Dank verpflichtet.

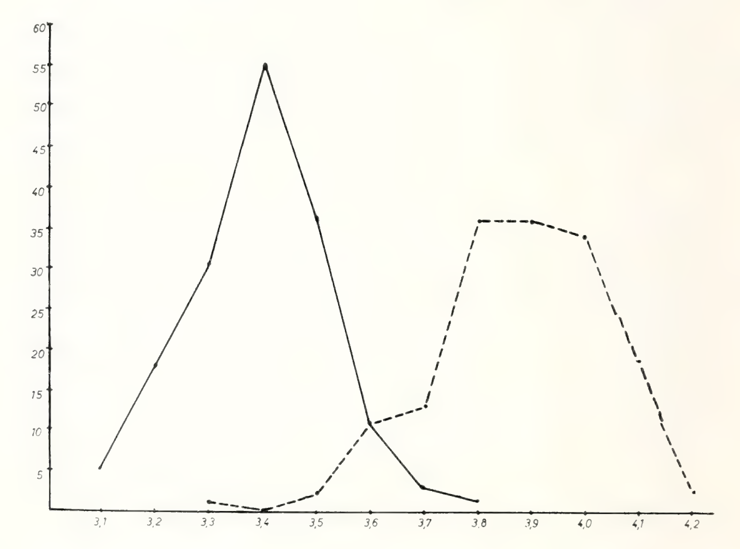


Abb.1. Interorbitalbreiten von *Microtus arvalis* (——) und *Pitymys subterraneus* (- - - -)

Für meine Messungen waren 159 Schädel von *Pitymys subterraneus,* aus dem Karpatenbecken stammend, geeignet, zu denen ich von einer gleichen Anzahl *Microtus arvalis*-Schädel — ebenfalls aus dem Karpatenbecken — die Maße abnahm. Zum Messen verwendete ich eine Schublehre mit Nonius. Ich habe zwei Maße genommen: die ganze Schädellänge (Condylobasallänge) und die interorbitale Breite (an der engsten Stelle gemessen). Ohne Zweifel besteht auch ein Unterschied in der Höhe der Schädel, doch ist es hier äußerst umständlich, exakte Messungen zu erhalten, so daß ich davon Abstand genommen habe.

Die Verteilung der gemessenen Exemplare ist: *Microtus arvalis* 81 ♂♂, 65 ♀♀, 13 juv., bzw. ohne Bezeichnung; *Pitymys subterraneus* 71 ♂♂, 74 ♀♀, 14 juv., bzw. ohne Bezeichnung. Einige Exemplare aus beiden Arten stammen aus Transsylvanien. Transsylvanien unterscheidet sich tiergeographisch ziemlich von den anderen Teilen des Karpatenbeckens, doch fand ich zwischen den Populationen in dieser Hinsicht keine Unterschiede.

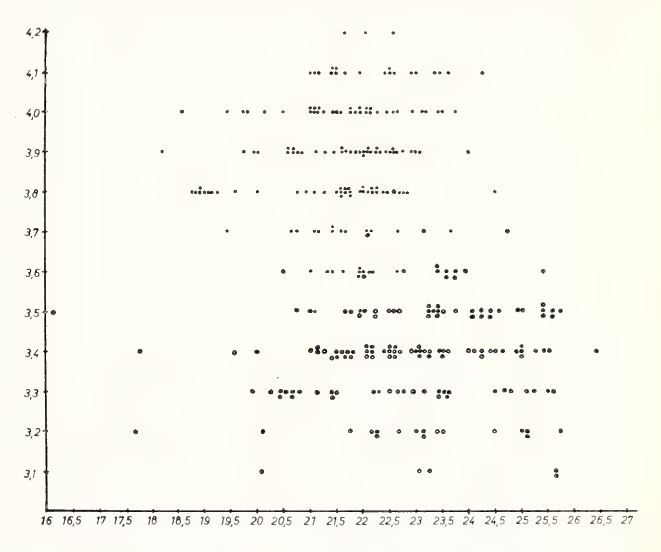


Abb. 2. Graphische Darstellung der Condylobasallängen und Interorbitalbreiten bei *Microtus arvalis* (o) und *Pitymys subterraneus* (●)

Es ergaben sich in bezug auf die interorbitale Breite bei den untersuchten zwei Arten beträchtliche Unterschiede (Abb. 1 und 2). Da aber im Laufe des Wachstums das Verhältnis der Parameter zueinander sich verändert, war es notwendig zu untersuchen, ob das Wachstum der interorbitalen Breite zugleich mit dem des Schädels oder schon früher zum Abschluß kommt. Die erhaltenen Resultate bestätigen die Befunde von Baseninova (1953) und Sykora (1959), nach welchen die interorbitale Breite bei der Feldmaus schon zu einem früheren Zeitpunkt konstant ist und keinen weiteren Veränderungen der Maße mehr unterworfen ist. Dies bestätigen die Auswertungen in bezug auf die interorbitale Breite, der nach Geschlecht auseinandergehaltenen bzw. als juvenil (ohne Geschlechtsbezeichnung) bezeichneten Exemplare der beiden Arten. Im Falle von *Microtus arvalis* kann der

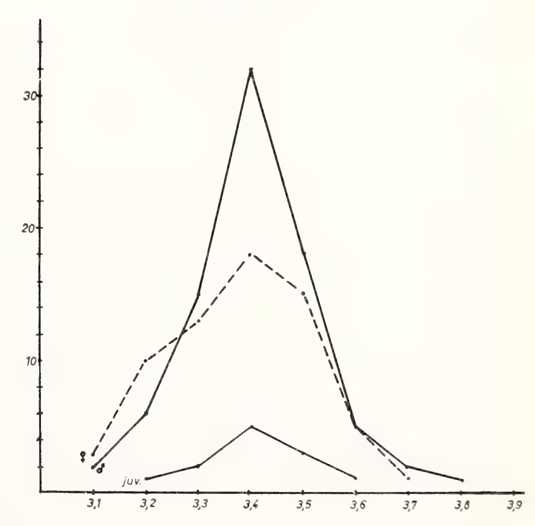


Abb. 3. Variationspolygon der Interorbitalbreiten von *Microtus arvalis* (nach Geschlechtern getrennt)

Verlauf der Kurven, obwohl die Zahl der vergleichbaren jungen Exemplare gering ist (12) ganz analog genannt werden (Abb. 3). Bei *Microtus arvalis* ist das Wachstum des Schädels während den ersten drei Monaten sehr rasch, verlangsamt sich dann aber successiv (Frank und Zimmermann, 1957).

Die auf *Pitymys subterraneus* bezüglichen graphischen Darstellungen lassen darauf schließen, daß das Schädelwachstum bei jugendlichen Exemplaren dieser Art gegenüber *Microtus arvalis*-Exemplaren gleichen Alters nicht einmal in Hinsicht auf die interorbitale Breite endgültig zum Abschluß kam. Diese Frage bedarf noch der weiteren Klärung durch Untersuchungen an einer größeren Zahl juveniler Exemplare. Doch kann es nur als noch zu beweisende Vermutung aufgeworfen werden.

Zur Analyse der Eulengewölle können also die Maße der interorbitalen Breiten bis zu einer gewissen Grenze als Unterscheidungsmerkmal zwischen den Schädeln von *Microtus arvalis* und *Pitymys subterraneus* dienen. Die Größendifferenzen sind aber nicht ganz vollwertig. Bei *Pitymys subterraneus* kann sogar in extremen Fällen (durchwegs ♀♀) der untere Wert der Messungen die Höchstwerte von *Microtus arvalis* erreichen, ja sogar überschreiten (Abb. 1 und 4). Und umgekehrt reichen bei *Microtus arvalis* die Maße einzelner extremer Exemplare (sowohl ♂♂ als auch ♀♀) in die Zone von *Pitymys subterraneus* hinein, erreichen aber nicht deren Höchstwerte (Abb. 1 und 3). Der Durchschnitt der Maße ergab eine Differenz von 0,4 mm (*Mirotus arvalis* 3,4, *Pitymys subterraneus* 3,8).

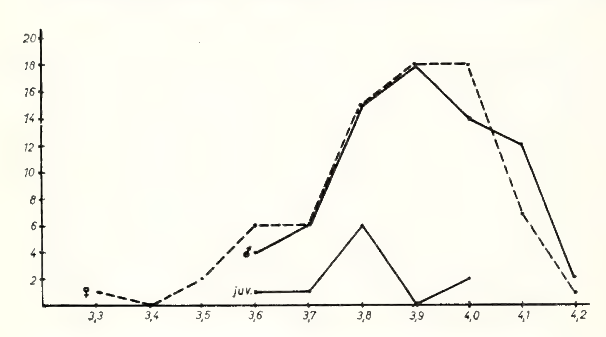


Abb. 4. Variationspolygon der Interorbitalbreiten von *Pitymys subterraneus* (nach Geschlechten getrennt)

Somit kann der Schädel derjenigen Tiere beider Arten, die sich bereits an der Erdoberfläche bewegen (auch die Jungen) und so den Eulen zur Beute werden können, von einigen extremen Fällen abgesehen, mit Hilfe der interorbitalen Breite-Messung zur Unterscheidung der beiden Arten dienen.

Zusammenfassung

Es wurden 159 Schädel von *Microtus arvalis* und 159 von *Pitymys subterraneus* (aus dem Karpatenbecken) verglichen und auf die interorbitale Breite hin untersucht. Es zeigt sich dabei ein scharfer Unterschied zwischen den beiden Arten (Abb. 1 und 2). Praktisch kommen zwischen 3,5 mm und 3,7 mm gemeinsame Meßergebnisse von Interorbitalbreiten vor; an diese schließen sich nach unten *Microtus arvalis* (max. 3,8, min. 3,1), nach oben *Pitymys subterraneus* (max. 4,2, min. 3,3) an. Die Schädel der schon auf der Oberfläche sich bewegenden und somit den Eulen erreichbaren (auch jungen) *Microtus arvalis* und *Pitymys subterraneus* sind, einige extreme Fälle abgerechnet, praktisch geeignet, um an Hand der interorbitalen Breite bestimmt und somit unterschieden zu werden.

Summary

159 skulls of *Microtus arvalis* and 159 skulls of *Pitymys subterraneus* have been studied, especially the interorbital constrictions. All the specimens originate from the Carpathian Basin. The measurements of the interorbital constrictions show the following results: Practically only the range between 3,5 an 3,7 mm lies within the variation of both species. *Microtus arvalis:* max. 3,8 mm, min. 3,1 mm; *Pitymys subterraneus:* max. 4,2 mm, min. 3,3 mm. The specimens of the two species (the young ones too), which move on the surface and may be caught by owls, can be identified by the measurement of the interorbital constriction – except in some extreme cases.

Literatur

Baseninova, N. V., 1953: K voprosu o vospredelnii vozrasta obyknovennoj polevki *(Microtus arvalis* Pall.). Zool. zurn. **32**, pp. 730—743.

Frank, F., und Zimmermann, K., 1957: Über die Beziehungen zwischen Lebensalter und morphologischen Merkmalen bei der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pallas). Zool. Jb. Syst. **85**, pp. 283—300.

Sykora, J., 1959: Die postnatale Entwicklung der Feldmaus. In J. Kratochvil: Hrabos Polni *Microtus arvalis.* Praha p. 359/spec. 322.

Anschrift des Verfassers: Egon Schmidt, Madártani Intézet, Garas utca 14, Budapest II, Ungarn

Die Flughaltung des Riesengleitbeutlers

In dem neuen Werk von Ernest P. Walker, Mammals of the World, Baltimore, Band I, Seite 80, ist die Flughaltung des Riesengleitbeutlers *(Schoinobates volans)* nach einem ausgestopften Tier des Naturhistorischen Museums in Chikago wiedergegeben. Sie zeigt Arme und Hände nach vorn und außen ausgestreckt, ähnlich wie die Beutelflughörnchen *(Petaurus)* oder auch die zu den Nagetieren gehörenden amerikanischen Flughörnchen *(Glaucomys)* zu gleiten pflegen. Außerdem ist die Flughaut zwischen den ausgestreckten Armen und Beinen nach dem Körper zu eingezogen.

Während unserer Australien- und Neu-Guinea-Reise im Jahre 1964 gelang es meinem Kameramann Alan Root aus Ostafrika, sowohl *Schoinobates* als auch *Petaurus* im Gleitflug zu fotografieren und zu filmen. Bei *Schoinobates* dürfte es sich vielleicht um die ersten Flugaufnahmen überhaupt handeln.

Wie die beigegebenen Bilder zeigen, streckt *Schoinobates,* bei dem ja die Flughaut im Gegensatz zu *Petaurus* (Abb. 2) nicht am äußersten Finger, sondern erst am Ellbogen beginnt, während des Fliegens die Unterarme und Hände nicht



Abb. 1. Flughaltung vom Riesenflugbeutler *Schoinobates volans.* Aufn. Alan Root (Grzimek)



seitwärts aus, sondern biegt sie nach dem Gesicht zu ein (Abb. 1). Er hält die Hände also gewissermaßen vor den Kopf. Im Vorderteil der Flugsilhouette stellen also die Ellbogen die äußere Ausdehnung dar. Von dort aus nach den ausgestreckten Hinterfüßen ist die gespannte Flughaut nicht konkav nach dem Körper zu eingeschnürt, sondern dehnt sich beim Gleiten in der Begrenzungslinie eher konvex nach außen.

BERNHARD GRZIMEK, Frankfurt

Abb. 2. Flughaltung vom Beutelflughörnchen *Petaurus.* Aufn.: ALAN ROOT (GRZIMEK)

Eine neue Farbmutante der wilden Hausmaus *(Mus musculus domesticus* Rutty, 1772)

Von HANS-ALBRECHT FREYE

Eingang des Ms. 6. 11. 1965

Am 9. 6. 1964 wurde im Futterraum einer Hühnerfarm in Groß-Santersleben (Kr. Haldensleben; ca. 25 km nordwestlich von Magdeburg) eine weibliche Hausmaus *(Mus musculus domesticus* Rutty, 1772) gefangen, deren Fellfarbe mit keiner bisher bekannten genetischen Farbänderung der Hausmaus übereinstimmt. Leider wurden von dem Stück keine Längen- und Gewichtsmaße genommen. Die Balgmaße sind: Totallänge 162, Schwanzlänge 78, Hinterfuß 19,0 mm, Zahl der Schwanzringe 183.

Die *Fellfärbung* wurde von G. H. W. STEIN und Mitarbeitern nach RIDGWAY (1912) dankenswerterweise wie folgt bestimmt:

Rückenmitte:	Saccardo's Umber Pl. XXIX
Rückenseite:	Cinnamon Buff Pl. XXIX, übergehend nach dem Bauch in Pale Yellow-Orange Pl. III
Bauch:	Pale Ochraceous-Salmon Pl. XV.

Nach PACLT (1958) haben wir gefunden:

Hinterrücken:	8-aurantiacus
Vorderrücken und Kopf:	7-8-aurantiacus
Rückenseite:	1-2-aurantiacus
Bauch:	1-aurantiacus.

Mit den bisher bekannten Farbmutanten der Hausmaus aus den Versuchstierzuchten läßt sich der Wildfund nicht ohne weiteres vergleichen. Am ehesten ist er noch in die Brown-Serie (Symbol b) einzuordnen (vgl. GRÜNEBERG 1952), obwohl die Augenfarbe ebenfalls nicht bekannt ist.

Auffallende Farbabweichungen kommen bei Wildmäusen relativ selten vor (vgl.



Die neue Farbmutante *(oben)* verglichen mit der normalen Fellfarbe *(unten)* von Mus musculus domesticus

Freye und Freye 1960). Altum (1867) hat vollkommene Leucismen aus dem Münsterland beschrieben, Little (1916) züchtete aus Wildfängen hellbraune Nachkommen, E. Mohr (1939) machte ein weißes, akromelanistisches Tier von der Insel Spiekeroog bekannt. Genaueres läßt sich über die vorliegende Farbmutante erst nach Kreuzungsversuchen mit genetisch bekannten Farbschlägen der Hausmaus eruieren. Es besteht Hoffnung, an lebendes Material dieser Mutation heranzukommen, da nach Aussagen der Dorfbewohner schon mehrere solche farbabweichende Hausmäuse gesichtet worden sind. — Für die Überlassung des Stückes danke ich herzlich Herrn Bruno Weber, Haldensleben, der den Balg im dortigen Kreismuseum unter der Nummer 64/68 katalogisierte.

Literatur

Altum, B., 1867: Die Säugetiere des Münsterlandes. Münster i. W.
Freye, H.-A., und Freye, H., 1960: Die Hausmaus. Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 268, Wittenberg Lutherstadt.
Grüneberg, H., 1952: The Genetics of the Mouse. The Hague.
Little, C. C., 1916: The occurence of three recognized color mutations in mice. Amer. Nat **50**, 335–349.
Mohr, E., 1939: Akromelanismus bei *Mus musculus* L. Zool. Anz. **126**, 45—46.
Paclt, J., 1958: Farbenbestimmung in der Biologie. Jena.
Ridgway, R., 1912: Color Standards and Nomenclature. Washington.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. H.-A. Freye, Halle a. S., Universitätsplatz 7, Biologisches Institut

Ein Hinweis auf das Vorkommen der Östlichen Teichfledermaus *(Myotis dasycneme major* Ognew, 1923) in der Mandschurei

Ognew (1928) schreibt über die Verbreitung dieser — im wesentlichen auf Europa beschränkten — Art: "... Information on the range of the species in Sibiria is so far very sparse. According to N. F. Kashchenko, two specimens were found in Tomsk. G. E. Johansen found the mouse-eared pond bat in the Kulunda Steppe, Tomsk Province,

near the village of Chistoozernoe. According to BRANDT (1855) this bat was obtained by GEBLER on the Altais. It was found by MAAK (1859) in the Yenisei District, on the Enashimo, Vangash and Pit rivers."(l. c., Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1962 p. 354). Um so mehr setzte es mich in Erstaunen, als ich kürzlich bei der Durchsicht älterer Museumsbestände auf einen Balg (mit Schädel) stieß, der laut Etikett von M. RUF am 19. August 1935 bei Tsitsikar (Mandschurei) gesammelt und (außer einigen anderen Kleinsäugetieren) an unser Institut geliefert worden war (Eingangsbuch Museum Alexander Koenig, Bonn Nr. 36.335—336) und sich als *Myotis dasycneme major* erwies. Die Schädelabmessungen liegen mitten in der von OGNEW angeführten Spanne: Schädellänge 17,7, CB-Länge 17,2, obere Zahnreihe 6,5 mm. (Herr Kollege HANÁK in Prag hatte die Freundlichkeit das Stück nachzubestimmen).

Da das Vorkommen der Teichfledermaus in Ostasien auch in der neueren Literatur nicht erwähnt wird, scheint dieser Hinweis beachtenswert.

Literatur

OGNEW, S. I.: Mammals of Eastern Europa and Northern Asia. Vol. I, Insectivora and Chiroptera. Moskau—Leningrad 1928. Translated from Russian. Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1962.

F. L. Prof. Dr. E. VON LEHMANN, Bonn

SCHRIFTENSCHAU

GEWALT, W.: **Bakala; ein Gorilla lebt in unserer Küche.** Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart, 1964. 125 S., 59 Abb., 9,80 DM.

Ist nach den ausführlichen Berichten über die Aufzucht von Gorillas durch Dr. E. LANG und seine Mitarbeiter noch Bedarf an einem weiteren Buch über dieses Thema? Man möchte sagen: des Guten zuviel! Nach Lektüre des Büchleins von GEWALT muß man jedoch seine Meinung ändern. Der Verfasser gibt auf 125 Seiten ein besonders nettes Bild all der Abenteuer, die man erlebt, wenn man ein derartiges Baby aus dem Urwald in seine Wohnung aufnimmt. Der Wert des Büchleins liegt nicht allein in der Beobachtung des Verhaltens des aufwachsenden Gorillas, sondern vor allem in der Beschreibung des Verhaltens der Pfleger. Weiter zeigt sich, daß auch bei den Menschenaffen sehr große individuelle Unterschiede bestehen. Das Büchlein ist ausgezeichnet geschrieben und vortrefflich bebildert. Auch für den Tiergärtner enthält es wichtige Daten.

A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam

MÜLLER, HANS-HERMANN: **Die Haustiere der mitteldeutschen Bandkeramiker.** Akademie-Verlag Berlin 1964. 181 S., 34 Abb., 8 Taf., 10 Tab., 4°, 40,— DM.

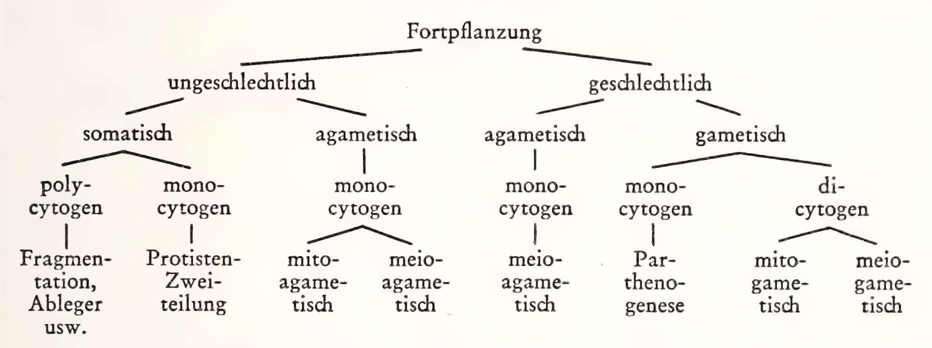
In einer sehr fleißigen Arbeit, welche die Literatur bis ungefähr zum Jahre 1960 berücksichtigt, berichtet MÜLLER über die Haustiere der Bandkeramiker. In dieser ältesten jungsteinzeitlichen Kultur sind die ältesten mitteleuropäischen Haustiere zu erwarten. Es überrascht, daß bereits 93 % der im mitteldeutschen Siedlungsgebiet gefundenen Tierknochen von Haustieren herrühren; die alten Auffassungen, daß in dieser Zeit Ackerbau und Jagd bestimmend waren, läßt sich also nicht mehr aufrechterhalten. Am zahlreichsten ist das Hausrind, ziemlich große Tiere; eine Neudomestikation läßt sich belegen. Schaf und Ziege wurden eingeführt, die Schafe waren klein. Klein waren auch die Schweine, für die ebenfalls eine Neudomestikation aus heimischen Wildschweinen angenommen wird. Der Hund wurde nicht gegessen, das Pferd nur als Jagdbeute nachgewiesen.

Die Arbeit zeichnet sich durch ein fleißiges Bemühen um sorgfältige Bestimmung des Materials aus, wodurch eine wichtige Grundlage für kulturgeschichtliche Erwägungen geschaffen wird.

W. HERRE, Kiel

Luckhaus, Georg: **Fortpflanzung und Nomenklatur im Pflanzen- und Tierreich.** Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg, 1965. 83 S., 10 Abb., kart. 9,80 DM.

Klare Definitionen biologischer Begriffe sind notwendig. Es ist deshalb begrüßenswert, daß in der vorliegenden Broschüre die terminologischen Probleme der Fortpflanzung kritisch erörtert werden und versucht wird, diese neu zu formulieren. Den Ausführungen folgend sind selbst so allgemeine Begriffe wie: Fortpflanzung, Vermehrung, Sexualität, Keimzellen, Befruchtung usw. widerspruchsvoll, wenn diese auch auf niedere Organismen angewendet werden sollen, deren Fortpflanzungsprozesse durch unregelmäßige Wechsel sexueller und asexueller Phasen kompliziert gestaltet sind. Die Erörterungen kreisen also ausschließlich um niedere Organismengruppen aus dem Pflanzen- und Tierreich. Es ist durchaus verdienstvoll, daß dabei eine Vereinheitlich viel gebrauchter Synonymbegriffe vorgenommen wird. In Ergänzung der von Max Hartmann aufgestellten Fortpflanzungssysteme schlägt der Verfasser folgende Neueinteilung vor, die alle Arten der Fortpflanzung umfassen und gegeneinander besser abgrenzen soll:



Die Erörterungen sind interessant zu lesen, zumal sie in manchen Punkten auch gegensätzliche Meinungen zulassen. Als „Anhang" werden im zweiten Teil der Broschüre stichwortartig die Fortpflanzungsabläufe in allen Klassen und Ordnungen des Pflanzen- und Tierreiches besprochen. Diese Zusammenstellung ist jedoch unvollständig und für den Laien schwer verständlich; einfache Abbildungsschemata hätten diesen Mangel beheben können. Das Büchlein ist trotzdem eine anregende Lektüre. Der *Wirbeltierzoologe* wird darin jedoch vergeblich nomenklatorische Begriffe suchen, die sich auf Einzelheiten im Fortpflanzungsgeschehen höherer Tiere beziehen.

E. Schilling, Mariensee

Hofer, H.: **Circumventrikuläre Organe des Zwischenhirns.** In: Primatologia (Handbuch der Primatenkunde), Vol. II, Teil 2, Lieferung 13. Verlag S. Karger, Basel – New York, 1965. 104 S., 43 Abb., 44,– DM.

Im Nervensystem der Wirbeltiere bilden sich eigenartige Organe, die noch heute der Wissenschaft viele Rätsel auferlegen. Auffallend ist, daß diese Organe ursprünglich Beziehungen zum Ventrikelsystem haben. Daher werden sie unter dem Begriff der Circumventrikulären Organe zusammengefaßt. Diese Organe einheitlich zu verstehen, ist bislang schwierig. Hofer trägt in sehr eindrucksvoller Weise das Wissen über das Subfornikalorgan und das Gefäßorgan der Lamina terminalis zusammen. Erforschungsgeschichte, allgemeiner Aufbau, Gefäßversorgung und die Zellbesonderheiten werden vorwiegend auf der Grundlage der Studien aus dem eigenen Mitarbeiterkreis dargestellt. Das eindrucksvolle Werk gibt viele Anregungen zu weiterer Forschung.

W. Herre, Kiel

Hediger, H.: **Mensch und Tier im Zoo, Tiergarten-Biologie.** Albert Müller Verlag, Rüschlikon-Zürich, 1965. 332 S., 188 Photos, 3 Textfig., Ln. 38,– DM.

Wenn ein Autor mit der tiergärtnerischen Erfahrung und der publizistischen Begabung von Prof. Hediger ein zusammenfassendes Werk über das Thema Tiergartenbiologie erscheinen läßt, kann es nichts anderes als ein gutes, wichtiges Buch sein. Wer dies Buch aufschlägt, wird daher auch nicht enttäuscht.

Die Absicht von HEDIGERS Werk erhellt am besten das folgende Zitat: „Die Tiergarten-Biologie liefert einerseits die wissenschaftlichen Grundlagen für die optimale und sinngemäße Haltung von Wildtieren im Zoo und erforscht und formuliert andererseits die besonderen biologischen Gesetzmäßigkeiten, die sich aus dieser Tierhaltung für Tier und Mensch ergeben. Die Tiergarten-Biologie hat also eine doppelte Aufgabe zu bewältigen, und sie befaßt sich dabei mit biologischen Erscheinungen bei Tier und Mensch." Tier und Mensch! Es ist charakteristisch für Hedigers Buch, daß darin dem Menschen im ganzen ein viel größerer Platz eingeräumt wird, als das in der Literatur über das Tiergartenwesen sonst der Fall ist. Die Betrachtungen über die Wechselwirkung, die beim Kontakt zwischen Tier und Mensch auftreten, bilden die wertvollsten Abschnitte dieses Buches.

Diejenigen, die an Tiergärten interessiert sind — diejenigen Fachzoologen inbegriffen, die nicht in einem Tiergarten ihr Lebensziel gefunden haben — erhalten durch HEDIGERS Buch ein gutes Bild von den vielen Problemen, die das Zoo-Fach mit sich bringt. Man kann sich jedoch fragen, für wen der Autor das Buch nun wirklich bestimmt hat. Denn objektiv ist HEDIGER bestimmt nicht. In einzelnen zootechnischen Streitfragen bezieht er resolut Stellung, z. B. wo es um die Frage der modernen Reformfütterung geht, und er geht hierauf eingehender ein als in einem für den interessierten Außenstehenden gedachten Buch notwendig erscheint. Wer berufsmäßig mit Tiergärten zu tun hat, vermißt den Hinweis darauf, daß bei der heutigen Personalknappheit und den kurzen Arbeitszeiten ein tölpelsicheres Futter manchmal bessere Ergebnisse haben kann als eine Methode, die zwar für sich betrachtet besser ist, wobei jedoch das Fingerspitzengefühl eines erfahrenen Tierpflegers conditio sine qua non ist. Leider ist das Vorhanden- oder Nichtvorhandensein von wirklich erfahrenen Tierpflegern der begrenzende Faktor für das Erreichen guter Ergebnisse. Die These, daß die moderne Reformfütterung domestikationsähnliche Erscheinungen bei Zootieren verursacht, bedarf in ihrer Gesamtheit eines näheren Beweises. Auch in anderer Beziehung ist HEDIGERS Buch manchmal stark schwarz-weiß ausgefallen.

Gerne hätte ich in HEDIGERS Buch eine Besprechung der Selektions-Methoden gefunden, die notwendig sind, um den guten wilden Typus mit allen Kennzeichen der ursprünglichen geographischen Rasse zu bewahren. Gerade weil dieser Punkt bei dem modernen Bestreben, zur Instandhaltung bedrohter Tierarten beizutragen, von so eminenter Wichtigkeit ist! Das Fehlen solcher Hinweise sehe ich geradezu als einen Mangel an.

Auf der anderen Seite enthält das Buch soviele Dinge, die den Kollegen derart aus dem Herzen gesprochen sind, daß sie es mit Andacht und Vergnügen lesen werden, auch wenn es hie und da zum Widerspruch reizt. Übrigens sollte es mich nicht wundern, wenn einige Kollegen dies Buch als eine ausgezeichnete Weihnachtsgabe für ihre Vorstandsmitglieder befinden werden.

A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam

MILNE, LORUS J., und MILNE, MARGERY: **Das Gleichgewicht in der Natur.** Verlag Paul Parey, Hamburg — Berlin, 1965. 288 S., Ln. 24,— DM.

Es ist kein Zufall, daß ein solches Buch, wie das von diesem Forscherehepaar verfaßte, in einem Land entstand, in dem sich im letzten Jahrhundert durch die Eingriffe der Zivilisation des Menschen die heftigsten und am tiefsten fühlbaren Veränderungen in der Natur vollzogen — in Nordamerika. Eine ganze Anzahl — vor allem wissenschaftlicher Fachbücher — sind in letzter Zeit von Amerikanern über den großen Problemkreis der Ökologie geschrieben worden, und die Vereinigten Staaten sind heute das Land der Erde, in welchem die Bedeutung dieser Wissenschaft — eben wegen der großen sichtbaren Veränderungen in der Landschaft — voll erfaßt wurde. Darüberhinaus können die USA als führend in der Welt auf dem Gebiet der Ökologie angesehen werden.

Davon zeugt auch dieses Buch, das in der fachgerechten Übersetzung von KARL MEUNIER einen Problemkreis allgemeinverständlich darbietet, der selbst von vielen Naturschützlern in Deutschland nur unvollkommen verstanden wird. Ausgehend von der sich im Gleichgewicht befindlichen Landschaft werden die Folgen der Eingriffe in diese, die dadurch entstehenden Schäden und die Rettungsversuche, die das Dilemma häufig noch vergrößern, in anschaulicher Form geschildert. Dem Leser wird ein Verstehen der komplizierten Sukzessionsfolgen, die menschlichen Übergriffen auf die Natur folgen, ermöglicht. Die geschilderten Beispiele sind zahlreich und treffend ausgewählt. Wir haben ein Buch vor uns, das nicht nur dem an ökologischen Fragen interessierten Fachmann viel bieten kann, sondern auch dem Laien wärmstens empfohlen werden darf. Ein Naturschützler — gleichgültig ob Laie oder Fachmann — sollte es unbedingt gelesen haben.

G. HARTMANN, Hamburg

Nissen, J.: **Das Sportpferd.** Handbuch und Nachschlagewerk für Reiter und Fahrer. 414 S., 367 Abb. im Text. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart 1964, 48,– DM.

Ein für den Laien verständliches, wissenschaftlich fundiertes Pferdebuch fehlt zur Zeit im deutschen Schrifttum. Das vorliegende Werk kann diese Lücke nur bedingt ausfüllen. Es behandelt die wichtigsten Vollblut- und Warmblutrassen. Einleitend werden die Abstammung, Anatomie, Physiologie, Altersbestimmung und ähnliches vor allem aus zweiter Hand besprochen. Leider sind Mißverständnisse und Fehler nicht vermieden. Das Przewalskipferd wird als *Equus ferus* bezeichnet. Zwar wird die von Herre vertretene Annahme einer einzigen Stammform aller Hauspferde erwähnt. Andererseits wird im Rahmen der Rassenbesprechung das englische Warmblut von mutmaßlichen wilden autochthonen Vorfahren der Exmoor-Ponys abgeleitet. Palaeotherien sind keineswegs Zwischenformen zwischen *Oro-* und *Mesohippus.* Huftiere stammen nicht von Beuteltieren ab. *Hyracotherium* und *Eohippus* sind Synonyma. Der Palaeontologe H. F. Osborn wird fortlaufend als „Osborne" zitiert. Gelegentlich figuriert er auch ausschließlich als „Professor Henry Fairfield". Der Hauptwert des Buches liegt in der Beschreibung und ausgezeichneten Bilddokumentation der einzelnen Rassen. Angaben über Pferdebeurteilung, Kauf, Gestüte, Zucht, Krankenbehandlung, Stallhaltung und Fütterung sowie über den Reitsport sind brauchbar und in gut lesbarer knapper Form zusammengestellt. Allerdings läßt die Besprechung der Rassengeschichte die Berücksichtigung des neuen kulturhistorischen Schrifttums vermissen (Salonen: akkadisches Pferd. Hančar usw.).

D. Starck, Frankfurt/Main

Schwark, H. J.: **Das Haflinger Pferd.** Die Neue Brehm-Bücherei Nr. 346. A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg-Lutherstadt (Franckh'sche Verlagshandlung Stuttgart). 1965, 100 S., 44 Abb., 43 Tab., 22 Darstellungen. 7,– DM.

Das ansprechende Heft gibt eine Fülle von Auskünften über das Haflinger Pferd, vorwiegend in landwirtschaftlicher Sicht. Der Haflinger gilt als Inbegriff des Kleinpferdes im Wirtschaftstyp (137 cm Widerristhöhe, 450 kg Körpergewicht). Die Rasse wird 1847 erstmalig erwähnt; die Sarntaler Alpen können als Heimatgebiet gelten. Die Blutlinien, welche die Zucht bestimmten, wurden ermittelt, das heutige Zuchtziel und die Hauptzuchtgebiete genannt. Wachstum und Entwicklung finden anhand eigener Erhebungen kritische Erörterung; zum Vergleich dienen vor allem Kaltblutpferde. Der Haflinger steht Kaltblütern in der Frühreife nicht nach. Die Dauer der Zuchtverwendung ist bemerkenswert: Hengste bis 26 Jahre, Stuten bringen bis 20 Jahre gesunde Fohlen. Ausführlich werden Futterbedarf und Fütterung diskutiert, werden Leistungsfähigkeit und Einsatzmöglichkeiten erwogen. W. Herre, Kiel

Tesio, Federico: **Rennpferde.** Erfahrungen des berühmten Vollblutzüchters. Franckh'sche Verlagshandlung, Stuttgart 1965. 200 S., 23 Fotos auf 16 Kunstdrucktafeln, 3 Zeichnungen i. Text. 14,80 DM.

Das Büchlein ist für den Säugetierkundler amüsant, weil es in die Gedankenwelt eines erfolgreichen Pferdezüchters Einblick gewährt. Es ist durchaus interessant, festzustellen, welches unrichtige Bild von wissenschaftlichen Befunden bei einem ausgezeichneten Beobachter von Tieren sich formen kann. Der Verlag hat diese Mängel selbst empfunden und einige Ergänzungen aus Werken von Graf Wrangel, Grzimek, Blendinger und Konrad Lorenz gebracht. Trotzdem wird ein Laie die falschen Interpretationen nicht alle überblicken können, und es bleibt damit fraglich, ob ein solches Buch nützlich ist. W. Herre, Kiel

Portmann, Adolf: **Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere.** 3. Auflage. Schwabe & Co. Verlag, Basel/Stuttgart 1965. 344 S., 271 Abb. Ln. 36,– DM.

Die Tatsache, daß diese Einführung in die vergleichende Morphologie der Wirbeltiere bereits in 3. Auflage vorgelegt wird, lehrt, daß es sich um ein nützliches Werk handelt. Portmann hat die 3. Auflage erweitert und wiederum durch viele eigene Anschauungen ein anregendes Werk geschaffen. Er geht von den Grundlagen des Formenvergleichs aus, nennt die wichtigsten Gruppen der Wirbeltiere sowie die Grundsätze, welche bei der Anordnung des Stoffes

bestimmend waren. Sodann wird der Bewegungsapparat, der Orientierungsapparat und der Betriebsapparat knapp und prägnant geschildert, wobei die Diskussionen der neuesten Zeit über Einzelheiten vielfältig angedeutet sind. Sodann finden die Organe der Arterhaltung und der Entwicklung eine Erörterung; die Hautstrukturen und die Erscheinung der Wirbeltiere werden besprochen. Auch in diesen Abschnitten wirken sich die oft eigenwilligen Auffassungen von PORTMANN recht befruchtend in der Darstellung aus. Ausgezeichnete instruktive Abbildungen erläutern die Darstellung. Insgesamt ein empfehlenswertes Werk. W. HERRE, Kiel

WEGNER, R. N.: **Der Schädel des Beutelbären** (*Phascolarctos cinereus* GOLDFUSS, 1819) **und seine Umformung durch lufthaltige Nebenhöhlen.** Eine vergleichend anatomische Betrachtung mit Einbeziehung der Verhältnisse bei *Vombatus* und *Lasiorhinus*. Abh. Deutsche Akademie d. Wissenschaften zu Berlin, Klasse für Chemie, Geologie und Biologie. Jhrg. 1964, Nr. 4. Akademie Verlag Berlin 1964, 86 pp. 4 Tafeln, 52 Abb., 63,– DM.

Im Untertitel bezeichnet der Verfasser seine Arbeit als eine vergleichend anatomische Betrachtung. Nimmt man als Kennzeichen einer vergleichend anatomischen Arbeit, daß Befunde an drei Formen miteinander verglichen werden, dann mag der Untertitel zu Recht bestehen. Versteht man aber unter vergleichend-anatomischer Methode den sinnvollen Vergleich von Formenreihen, deren Glieder mit Vorbedacht und unter Beachtung evolutiver Gesichtspunkte ausgewählt wurden, so muß die vorliegende Abhandlung als ausführlicher Beitrag zur deskriptiven Anatomie bezeichnet werden. Die Arbeit enthält eine reich und ausgezeichnet bebilderte Beschreibung des Osteocraniums von *Phascolarctos* unter Berücksichtigung einiger Befunde an Wombaten. Besonders verwiesen sei auf die ausführliche Darstellung der Pneumatisation und auf deren Bedeutung für die Form des Gesamtschädels und der Einzelknochen. Der große Wert der Arbeit liegt in den Abbildungen. Der Text leidet darunter, daß viele Befunde von allgemeinem Interesse nur sehr knapp behandelt oder übergangen wurden und daß weder das Schrifttum über Marsupialia (HOFER, dort Lit.) noch das neuere Schrifttum über Pneumatisation (T. EDINGER, HOFER, WEIDENREICH u. a.) berücksichtigt wurden. Auch die bisher leider wenig erschöpfenden Angaben zur Weichteilanatomie (LUBOSCH) wurden nicht beachtet. Nur so ist es zu erklären, daß die Pneumatisationsfrage weder unter vergleichenden noch unter funktionellen, konstruktiven oder genetischen Gesichtspunkten behandelt wird und daß der Verfasser zu der grotesken Definition eines „Sinus“ kommt: „Unter Sinus versteht man ... einen lufthaltigen Hohlraum, der unter Luftdruck, von der Nasenhöhle oder der Paukenhöhle ausgehend, in die umliegenden Knochen eingedrückt wird.“ (Seite 9, Abschnitt 4).

Leider fehlt auch jede Berücksichtigung der primitiveren Verwandten, also der Phalangeriden. Befunde an *Phalanger* dürften jedoch geeignet sein, das komplizierte Bild bei *Phascolarctos* verständlich zu machen. Leider ist die Benutzung der sehr guten und großen Abbildungen durch unzureichende und unüberlegte Beschriftung erschwert. Zum Beispiel wird in Abb. 23 ein Knochen als Proc. frontalis ossis temporais (zu Recht) bezeichnet während das gleiche Skelettelement in Abb. 21 als Proc. frontalis des Sphenoid beschriftet ist. Tafel III Abb. 2 und 4 (Occipitalansicht) betreffen zweifellos zwei verschieden alte Tiere, was aus der Beschriftung nicht hervorgeht. Sorglosigkeit und Eigenwilligkeit in der Behandlung von anatomischen und taxonomischen Nomenklaturfragen erschwert weiterhin die Benutzung der Publikation (*cuteri* statt *cutleri, leucopiga* statt *leucopyga,* Bezeichnung des Rezeptorenfeldes der Nasenschleimhaut als „Riechplakode“ usw.). Wenn der Verf. schreibt (pg. 15) „ich halte diesen Sonderknochen (gemeint ist der Processus gracilis = Folii = Os goniale, ein Deckknochen!!) für einen abortiven Rest des bei Säugetieren zurückgebildeten Quadratum“, — so ignoriert er 40 Jahre vergleichend anatomischer, palaeontologischer und embryologischer Forschung und die gesamte Literatur dieser Zeitepoche. Auch gibt es kein „Mastoid“! Es handelt sich um den lateral frei vorliegenden Teil des Petrosums. Es ist schade, daß die Befunde an einem umfangreichen Material (13 Individuen verschiedenen Alters) nicht sorgsamer veröffentlicht wurden. Die Variabilität wird beachtet. Die Publikation wird, trotz der vorgebrachten Beanstandungen, ihren Wert durch die Bilddokumentation einer seltenen Säugerart behalten. D. STARCK, Frankfurt/Main

SLIJPER, E. J.: **Reuzen en dwergen in het dierenrijk.** Reihe Natuur en Cultuur. A. W. Sijthoff, Leiden 1964. 196 S., 50 figs., Hfl. 6,90 DM.

In einem holländisch geschriebenen populären Büchlein hat SLIJPER die Probleme der Riesen und Zwerge des Tierreichs in einer fesselnden Art und Weise geschildert und mit höchst an-

schaulichen Illustrationen versehen. Von allgemeinen physikalischen Tatsachen wird ausgegangen und deren Bedeutung für den Bau und die Leistung großer und kleiner Tiere erörtert. Die Beziehungen zwischen Körpergröße, Flug, Lauf und Sprung finden eine spannende Erörterung. Sodann werden die physiologischen Fragen, die mit der Körpergröße in Zusammenhang stehen und die Beziehungen zwischen Hirngröße und Körpergröße dargetan. Den Lebensaussichten von Riesen und Zwergen gilt das nächste Kapitel. Den Abschluß bilden allgemeine Betrachtungen. Insgesamt ist eine anschauliche Darstellung über ein interessantes allgemein biologisches Problem gelungen, der eine weite Verbreitung zu wünschen wäre. W. HERRE, Kiel

GRZIMEK, B.: **Wildes Tier — Weißer Mann.** Kindler Verlag G. m. b. H., München, 1965. 392 S., 8 Farb- u. 64 Schwarzbildseiten, Textabb., 24,80 DM.

Das umfang- und inhaltreiche Buch befaßt sich mit dem Schicksal der Tiere, die mit der weißen Rasse zusammenleben. Zum Teil sind die Beiträge Zeitschriftenaufsätze der letzten Zeit, aber auch Berichte aus eigener Erfahrung und unter Auswertung des einschlägigen Schrifttums. Für westliche Säugetierfreunde haben die Abschnitte über des Verfassers Reisen innerhalb der Sowjet-Union besonderes Interesse, ob es sich nun um Zobel- und Biberfarmen, Regeneration der Saiga-Bestände, die Steinböcke im Kaukasus, um Askania Nova oder noch anderes handelt.

Besondere Kapitel sind einzelnen Tierarten und Tiergruppen in aller Welt gewidmet, wie z. B. Murmeltier, Feldhase, Luchs, Braun- und Eisbär, Elch, Rothirsch, Moschusochs, Gabelantilope, Schneeziege, Opossum, Storch, Auerhahn, Schildkröte, Lachs. Vielfach werden historische Daten eingeflochten.

In einer Schlußbetrachtung über „das nicht vom Menschen Gemachte" versucht Grzimek den geistig und körperlich bequem gewordenen Mitteleuropäer (und den Amerikaner) aufzurütteln nicht nur zum Nachdenken über seine Verantwortung dem wildlebenden Tier gegenüber, sondern auch zu Taten zur Verhütung weiterer Sünden gegenüber der Natur und zur Besserung der Mißstände. Die Menschenwerke überwuchern die nicht von ihm gemachten Dinge, obwohl Tiere es dem Menschen erst ermöglichten, wirklich Mensch zu werden und als solcher zu leben. E. MOHR, Hamburg

Das Pelzgewerbe. Schriften zur Pelz- und Säugetierkunde. Hermelin-Verlag Dr. Paul Schöps, Berlin — Frankfurt/Main — Leipzig — Wien.

Der Säugetierkundler hat sich oft mit Material oder Bezeichnungen des Pelzgewerbes auseinanderzusetzen. Daher ist es nützlich zu wissen, daß es eine Zeitschrift gibt, welche über solche Einzelheiten Kenntnis bringt und in der darüber hinaus gar manches Interessante über Säugetiere berichtet wird. So finden sich in den ersten Heften des XVI. Jahrganges Neue Folge 1965 Berichte über die Fortpflanzung des Braunbären, über die Ausbreitung der Biberratte, über verlängerte Tragzeiten, über die Wiederausbreitung des nordischen Luchses neben Berichten vorwiegend pelzkundlicher Art. Jährlich erscheinen 6 Hefte. W. HERRE, Kiel

SPREHN, CURT: **Kaninchenkrankheiten.** 3. Aufl., 148 S., 71 Abb., Verlagshaus Reutlingen Oertel & Spörer 1965. Kart. 6,— DM.

Dieses Buch soll sowohl dem Züchter helfen, seinen Bestand gesund zu erhalten, als auch dem praktischen Tierarzt bei seiner Arbeit ein wertvoller und möglichst umfassender Ratgeber sein. Daß solches gelungen ist, wird jeder bestätigen, der sich mit dem im Format bescheidenen, im Inhalt aber so reichen Buch etwas näher beschäftigt. Der kleine Band gibt eine übersichtliche Gliederung in einen allgemeinen Teil, der sich mit der Verhütung und Bekämpfung der Kaninchenkrankheiten durch richtige Züchtung, Fütterung, Ernährung und Hygiene befaßt und einen speziellen Teil, der die wieder in Gruppen zusammengefaßten einzelnen Krankheiten behandelt. Der Text ist knapp gefaßt, doch spürt man aus jedem Kapitel die reiche, eigene, langjährige Erfahrung des Verfassers. Viele Photographien, Zeichnungen und vor allem hervorragende mikroskopische Aufnahmen dienen dem Leser als lehrreiches Anschauungsmaterial. Ein nützliches Buch für den Praktiker, sei er nun Tierarzt oder Kaninchenzüchter.

R. GÖLTENBOTH, Berlin

Kittel, Rolf: **Der Goldhamster.** 3. Aufl. Neue Brehm-Bücherei, Heft 88. A. Ziemsen Verlag, Wittenberg-Lutherstadt, 1964, 46 S., 22 Abb., 2,25 DM.

Die Neuauflage besticht wieder durch ihre ansprechende Aufmachung und ihre sehr lebendigen, überwiegend von W. Danz stammenden Photos. Der Text unterrichtet zwar ausgezeichnet über Lebensweise, Verhalten, Fortpflanzung, Krankheiten, Haltung und Labor-Verwendung, bringt aber nach wie vor nichts über Körperbau und -funktion, ja nicht einmal die einfachsten Körpermaße und -gewichte. Dem Verlag sei geraten, solchen auch in einigen anderen Brehm-Büchern auffallenden Lücken entgegenzuwirken und in allen Heften eine dem Charakter einer solchen Monographien-Reihe angemessene Vollständigkeit anzustreben. Dies wäre schon mit der Vorschrift eines einheitlichen Gliederungs-Schemas zu bewerkstelligen, das auch den regelmäßigen Benutzern der Reihe das Studium der verschiedenen Hefte erleichtern würde. Es dürfte sich auch empfehlen, die von Autoren anderer Fachrichtungen gelieferten Beiträge von kompetenten Systematikern überprüfen zu lassen, damit auch in dieser Hinsicht Zuverlässigkeit erreicht wird. Amerika ist keineswegs „das Hauptverbreitungsgebiet der Hamster"; denn die Cricetinae kommen heute nur noch in der Alten Welt vor. Die neuweltlichen Hesperomyinae gehören zwar zu den Cricetidae, weisen aber keinen hamsterartigen Habitus auf, sondern einen unseren Langschwanzmäusen und Ratten konvergenten. F. Frank, Oldenburg

Crisp, D. J.: **Grazing in terrestrial and marine environments.** A Symposion of The British Ecological Society. – Number four. Blackwell Scientific Publications Oxford, 1964, 322 S.

Die British Ecological Society veranstaltete ein Symposion über Grasen im weitesten Sinne. Ein weit gespannter Kreis von Forschern, von Botanikern, Zoologen, Landwirten, Limnologen und Meeresforschern kam zusammen. Die Erzeugung tierischer Produkte aus pflanzlicher Nahrung konnte daher vielseitig beleuchtet werden. Die Freßgewohnheiten verschiedenster Pflanzenfresser, gleichgültig ob domestiziert oder wild, ob auf dem Lande, im Süßwasser oder im Meer kamen zur Erörterung mit dem Ziel, die tierische Produktion steigern zu helfen. Für den Säugetierforscher ist der Teil über die Landtiere von besonderem Interesse. MacFadyen gibt einleitend einen allgemeinen Überblick über den Energieumsatz in Ökosystemen und die Ausnutzung durch Tiere. Dabei wird besonderer Wert auf klare Begriffe gelegt, um Vergleiche über eine Ertragsfähigkeit auf eine feste Basis stellen zu können. Alcock erörtert die Bedeutung des alten Pflanzenwuchses für den neuen Zuwachs und zeigt, daß grasende Tiere wichtig sind, weil durch ihre Tätigkeit die Belichtung gebessert und damit der Zuwachs angeregt wird. Diese Tiere wirken also ertragssteigernd. Ovington kann zeigen, daß natürliches Grasland, wie eine Prärie, einen relativ schlechteren Ertrag hat als eine Savanne oder Waldgebiete. Weitere Beiträge von Dix, Costello, Marr, Flook und Carr geben Zusammenhänge zwischen Nährstoffzufuhr, Licht, Boden und Pflanzen sowie Berichte von den Veränderungen in geographischen Epochen und in historischer Zeit. Beziehungen zwischen Pflanzenwuchs und Tierwelt werden in bemerkenswerten Beiträgen von Pitelka und Schulz beleuchtet, welche die These vertreten, daß die regelmäßigen Zusammenbrüche arktischer Populationen von Muriden auf einen Mangel in bestimmten Spurenelementen im Pflanzenwuchs zurückzuführen sind, die mit besonderen Wachstumsintensitäten im Zusammenhang stehen. Erst in Folgejahren tritt eine Regeneration ein. Damit werden in allgemeiner Sicht höchst bemerkenswerte Zusammenhänge zwischen Boden und Tierwelt zur Erörterung gebracht. Einzelheiten über die Beziehungen zwischen einzelnen Pflanzenfressern und ihrer Weide werden von Arnold und Hunter vorgetragen. Martin untersucht Kot, um aus den Pflanzenresten die bevorzugte Nahrung zu ermitteln. Diese Studien bilden eine wichtige Grundlage für die Ausführungen von Hughes, Milner und Dale über die Auswahl und Bevorzugung bestimmter Pflanzen durch Haustiere.

Von Interesse für die Säugetierkunde sind aus den Darstellungen von Flook Angaben zur Biologie von *Oreamnos americana, Ovis canadensis, Odocoileus hemionus, Alces alces* und *Cervus elaphus.* Die Ausführungen über Süßwasser- und Meerestiere lassen interessante Vergleiche zu. W. Herre, Kiel

C 222 09 F

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · HEFT 5

Oktober 1966





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdruck: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Z. Säugetierkunde, 31 (1966), H. 5, S. 337—416

Einige Beobachtungen über das Spielverhalten beim Fenek (*Fennecus zerda* Zimm.)

Von Hilde Gauthier-Pilters

Eingang des Ms. 19. 7. 1965

1. Beobachtete Tiere (alles Wildfänge)

Geschl.	Name	Ankunft am	Alter b. Ankunft	beobachtet bis	Bemerkungen
♀	Muschi	6. 4. 1954	etwa 4 Wochen	7. 5. 1954	weggelaufen
♀	Fifi	8. 4. 1954	15 Tage	18. 11. 1954	gestorben, besonders zahm
♂	Stropp	6. 4. 1954	etwa 3 Wochen	20. 3. 1955	scheu
♂	Moritz	6. 4. 1954	etwa 3 Wochen	20. 3. 1955	scheu
♂	Teddy	6. 4. 1954	etwa 3 Wochen	20. 3. 1955	wenig scheu
♀	Dickie	6. 4. 1954	etwa 3 Wochen	20. 3. 1955	scheu
♂	Dodo	4. 4. 1955	etwa 3 Wochen	22. 1. 1963	bedingungslos zahm, verungl.
♀	Nickie	4. 4. 1955	etwa 3 Wochen	heute	bedingungslos zahm, verpaart mit Dodo
♀	Dolli	10. 7. 1963	etwa 4 Monate	heute	wenig scheu
♀	Petzi	10. 7. 1963	etwa 4 Monate	heute	scheu
♀	Flocki	3. 8. 1963	4 bis 5 Monate	Juli 1964	scheu
♀	Nelli	3. 8. 1963	4 bis 5 Monate	Juli 1964	scheu
♂	Lumpi	5. 5. 1964	etwa 4 Wochen	25. 5. 1964	zahm, weggelauf.
♀	Pussi	5. 5. 1964	etwa 4 Wochen	heute	wenig scheu
♂	Pipo	18. 5. 1964	etwa 6 Wochen	heute	sehr scheu

Außerdem 7 Welpen kurze Zeit hindurch.

Die aus der Gegend von Beni-Abbès (Südalgerien) stammenden Tiere (13) konnten sich in den ersten Monaten frei auf dem Gelände der Forschungsstation bewegen. Dodo und Nickie verbrachten ihr erstes Jahr bei großer Bewegungsfreiheit in Beni-Abbès und hatten auch später in Frankreich oft Gelegenheit, in unserem großen, allseitig von einer Mauer umgebenen Garten frei herumzulaufen. Nickie lebte nach dem Tode des Rüden mehrere Monate frei mit uns in der Wohnung und war stubenrein. Hier bewohnen die Feneks das ganze Jahr hindurch ein 16 m^2 großes Freigehege.

2. Sozialspiele

Die Spiele der Feneks enthalten Bewegungsweisen aus dem Kampf-, Flucht-, Beute- und Begrüßungsverhalten. Bei etwa 3 Wochen alten Welpen beobachtete ich als erste Spielform das Beiß-Spiel, ebenso wie Tembrock (1958) beim Rotfuchs. Die Jungen beißen einander nach Kopf, Hals, Rumpf und Beinen, versuchen sich umzuwerfen und schlagen mit der Vorderpfote nach dem Partner. Kurz danach kommt das Aufrichten auf den Hinterbeinen hinzu und leitet in das Kampfspiel über, das erstmals 5 Wochen alte Welpen zeigten. Es ist meist mit Elementen aus dem Beuteverhalten durchsetzt, wie das Spiel junger Katzen, die sich gegenseitig auflauern, anspringen und dann zum Kampfspiel übergehen. Die Jungen stehen sich mit senkrecht hochstehendem Schwanz und vorgestellten Ohren regungslos gegenüber; der Blick ist auf den Partner gerichtet, der Kör-

per sprungbereit. Plötzlich fällt einer den andern an, faßt ihn im Nacken oder Rücken, oder beide richten sich gegeneinander auf und umklammern sich sekundenlang mit den Vorderbeinen, so wie es kämpfende Rotfüchse tun. Der Beißdrang ist oft so stark, daß die Welpen mitten im Kampfspiel in benachbarte Gegenstände wie Stuhl- und Tischbeine beißen, sowie in die eigenen Beine und den Schwanz.

Durch wälzende Bewegungen aus der Seitenlage heraus und gleichzeitiges Pfotenschlagen fordert das spielfreudige Tier den Artgenossen zum Mitspielen auf.

Mimisch übertriebene Sprünge aus dem Stand heraus, nicht nur im Augenblick des gegenseitigen Auflauerns, sondern auch mittendrin ohne Bezug auf den Partner beobachtete ich von der 5. Woche an häufig. Sie muteten wie unvollständige Mäusesprünge an. Dabei krümmen die Jungen den Rücken leicht und legen die Ohren zurück, als zögerten sie zwischen „Flucht“ und „Angriff“. Diese an den Abwehrbuckel erinnernde Haltung kommt beim Rotfuchs später nur noch im ernsten Kampf oder beim Abdrängen eines Futterrivalen und nicht mehr im Spiel vor (Tembrock, 1958). Bei erwachsenen Feneks sah ich den Abwehrbuckel nur in affektbetonten Spielen (S. 339). Einen vollendeten Mäusesprung zeigte „Fifi“ am 56. Tag (vielleicht auch schon früher), als sie sich sekundenlang vor ihrem Spielpartner aufrichtete und dann im weiten Satz von oben auf ihn sprang.

Etwa 6 Wochen alte Welpen versuchten den Partner durch schüttelnde Kopfbewegungen am Nackenfell umzuwerfen, um dann den Hingestürzten an der Kehle packend zu Boden zu drücken, ähnlich wie es Seitz (1959) von spielenden jungen Goldschakalen in Abb. 7 zeigt. Das auf diese Weise überwältigte Tier wehrte gewöhnlich das über ihm stehende strampelnd, manchmal auch keckernd, ab. Einige Tage später wurden bei dieser Gelegenheit auch Schwanz und Beine des umgefallenen Partners geschüttelt. Das zum gleichen Zeitpunkt beobachtete Hin- und Herschütteln von Papier- und Stofffetzen dürfte ein Totschütteln am Ersatzobjekt sein, zumal es mit anderen Elementen aus dem Beuteerwerb, wie Lauerstellung, Mäusesprung, Versteckscharren (Suchmäuseln?) und Zerreißen mit Pfotenstemmen kombiniert auftrat.

Ebenso war seitliches Kopfschütteln ins Leere in der 7. und 8. Woche häufig zu beobachten, sowohl im sozialen Spiel, vor allem im Augenblick des gegenseitigen Auflauerns, als auch im solitären Beutespiel.

Aufreiten bei gleichzeitigen Beißintentionen kam schon bei wenige Wochen alten Welpen vor. Ein etwa 3 Wochen alter Fenek bellte kurz und leise, als ein gleichaltriger Welpe ihm aufritt und schnappte nach ihm. Das spielerische Aufreiten älterer Tiere ist oft von schwachen Friktionsbewegungen begleitet.

Auch erwachsene Feneks spielen häufig. Zwischen Dodo und Nickie kam es bis zum Tode des Rüden im Alter von 8 Jahren oft zu Spielen, gewöhnlich kombinierten Kampf-Beutespielen mit den kennzeichnenden Elementen des Beuteverhaltens: Auflauern, Mäusesprung und Verfolgen, sowie des aggressiven Verhaltens: Gegeneinanderaufrichten, wechselseitiges Beißen in die verschiedenen Körperteile, Beißschütteln, Niederdrücken, Aufreiten, Umwerfen, Schiebdrängeln (Tembrock, 1957). Der Schwanz steht waagerecht, sichelförmig mit der Spitze nach oben oder steil aufwärts.

Das Spiel ist stumm. Nur beim gegenseitigen Schnappen nach dem Maul ließen 4 Wochen alte Welpen den Behaglichkeitslaut, einen dem Schnorren der Katze ähnlichen Laut, hören.

Auf großem Raum zeigen junge und erwachsene Feneks mit Vorliebe Rennspiele. Sie reifen, wie beim Rotfuchs, in der 6. Woche. Der Auffordernde veranlaßt den anderen durch Fortlaufen zum Nachfolgen. Beim Fliehenden sind die Ohren wie im ernsten Fluchtverhalten seitlich gedreht, beim Verfolger sind sie aufgestellt und nach vorn gerichtet. Der Schwanz wird schräg bis senkrecht hoch getragen. Das spielerische Rennen unterscheidet sich, wie beim Rotfuchs, von nicht spielerischen Laufformen durch einen gewissen Bewegungsluxus. Luftsprünge, Überspringen des Partners und Prallsprünge

sind häufig. Der Fliehende versucht durch Zickzacklaufen und plötzlichen Richtungswechsel auszuweichen.

Erreicht der Verfolger den Fliehenden, packt er ihn am Rücken, an den Beinen oder den Ohren und ein Kampfspiel kann folgen, bis einer wieder davonläuft und ein erneutes Rennspiel auslöst. Mitunter wirft sich der Fliehende auch auf die Seite, wenn der Verfolger ihn erreicht, oder er wendet sich diesem nach kurzer Flucht wieder zu, wartet also gleichsam darauf, verfolgt zu werden.

Auflauern und Jagen können den anderen auch zu einer vorgetäuschten Flucht in ein baugetöntes Versteck veranlassen, aus dem der Fliehende aber gleich wieder zum Vorschein kommt, um den Partner abermals zum Nachrennen aufzufordern, und so wechseln Jagen und „Verstecken“ oft miteinander ab.

Selbst auf einem Raum von nur wenigen Quadratmetern zeigen die ungewöhnlich flinken Feneks Rennspiele. Das Laufen ist dann streng abgezirkelt; die Tiere weichen blitzschnell Hindernissen aus und erzielen durch Prallsprünge plötzlichen Richtungswechsel. Auch bei großer Bewegungsfreiheit jagen sie einander meist auf bestimmten Bahnen. Dodo und Nickie liefen auf einer glatten Rasenfläche gern in großen Achterfiguren oder in einem weiten Kreis.

Das Rennen geht häufig um einen Baum oder Hügel herum, der die Tiere voreinander verbirgt. Dreht sich der Fliehende plötzlich um und läuft in umgekehrter Richtung weiter, kommt es beim überraschenden Zusammentreffen zu einem hohen Luftsprung.

Oft gleicht das Spiel einem Wettrennen, wenn die Tiere sich gegenseitig zu überholen versuchen, ohne einander zu berühren. Schnell laufende Tiere veranlassen andere zum Mitlaufen.

Aufgestauter Bewegungsdrang macht sich in besonders ausgiebigen und eifrigen Rennspielen frei. Jedesmal, wenn ich Dodo und Nickie, die vorübergehend einen kleinen Kellerraum bewohnten, in den Garten setzte, begannen sie unverzüglich einander eine ganze Weile zu jagen. Isolierte Welpen rennen dann auch für sich alleine herum. Meyer-Holzapfel (1956) betont, daß die Bekanntheit des Partners eine wichtige Voraussetzung des Spiels sei. Junge Feneks spielen aber auch mit fremden Artgenossen, unmittelbar nachdem sie sie begrüßt haben.

Jungtiere wehren gewöhnlich nur dann im Spiel ernstlich ab, wenn sie in eine Zwangslage geraten, z. B. wenn der Partner sie überwältigt und sich über sie stellt. Natürlich wird nicht jede Spielaufforderung entsprechend beantwortet, sondern mitunter keckernd oder schnappend abgewehrt. Manchmal verdrückt sich der Aufgeforderte auch gleich mit Abwehrbuckel.

Die Spiele zwischen Dodo und Nickie endeten gelegentlich in ernsthafte Auseinandersetzungen, die aber nicht so heftig waren wie jene, welche ich in der Ranzzeit, in manchen Jahren auch im Sommer, zwischen dem Paar beobachtete. Biß der Rüde im Kampf-Beutespiel zu heftig zu, keckerte die Fähe ihn laut an, was den Rüden zu einem mehr oder minder stark ausgeprägten Imponierverhalten veranlaßte:

Protokoll, 19. 8. 1962: Dodo lauert Nickie aus geringer Entfernung spielerisch auf, springt sie an und packt sie im hinteren Rückenteil. Beide schnappen einander nach dem Rücken und drehen sich dabei oftmals schnell auf der Stelle. Zwischendurch täuscht Nickie wiederholt kurze Fluchten in die Wurfkiste vor, aus der sie aber gleich wieder zum Vorschein kommt und das Spiel geht weiter, bis der Rüde die Fähe heftig im Rücken zwickt und sie ihn abkeckert. Nun imponiert er 5 Minuten lang: er wölbt den Rücken buckelartig auf, senkt den Kopf, stellt die Ohren zurück und sträubt die schwarzen Schwanzfleckhaare kreisförmig (Abb.). Der Schwanz steht sichelförmig über die Waagerechte gekrümmt, die Schwanzspitze ist nach vorne gerichtet. In dieser bezeichnenden Imponierhaltung springt der Rüde die Fähe schräg an und von ihr weg, scharrt ausgreifend mit beiden Vorder- oder Hinterbeinen abwechselnd, dann mit allen vieren gleichzeitig (Buckelscharren, Tembrock, 1957) und spritzt wiederholt unter Beinanheben Harn gegen Stalltür und Kisten. Er bleibt in einem gewissen Abstand von der Fähe, die ihn bei der geringsten Annäherung leise ankreischt, was beim Rüden jedesmal verstärktes Imponieren aus-



Sträuben der schwarzen Schwanzfleckhaare beim imponierenden Fenek ♂

löst. Schließlich nähert sich Nickie dem Rüden und beriecht ihn wie zur „Versöhnung", Dodo duckt sich demütig auf den Bauch, legt die Ohren zurück und beide vertragen sich wieder.

Manchmal veranlaßte das Abwehrkeckern der Fähe im Spiel den Rüden dazu, unverzüglich in der Imponierhaltung ins Heim 1. Ordnung zu fliehen.

Mit oben beschriebenem Verhalten beantwortet der Fenekrüde, genau wie der Rotfuchs, in der Vorbrunst das Sprödigkeitsverhalten der Fähe. Der auffallende Imponierbuckel des Rüden scheint wie der Katzenbuckel aus einer Überlagerung von Angriffs- und Abwehrstimmung zu resultieren und bei höchster Intensität beider Stimmungen zu entstehen. Das Sträuben der Schwanzfleckhaare könnte dem Rükkenhaarsträuben der Wölfe, Schakale, Marderhunde, Dingos, Löffelhunde u. a. entsprechen, das beim Rotfuchs in extremen Fällen nur schwach angedeutet ist (Tembrock, 1957) und beim Fenek nicht vorzukommen scheint.

Das beim Rüden sehr häufig beobachtete Imponierverhalten: Drohscharren, Drohkontaktlauf (Tembrock, 1957), Schräglauf, Drohbuckel, Sträuben der Schwanzfleckhaare und oftmaliges Harnen an der gleichen Stelle sah ich bei der Fähe Nickie erstmals im 10. Jahr bei einer Auseinandersetzung mit einer zweijährigen Fähe.

3. Solitärspiele

Folgende Verhaltensweisen, die fast alle dem Nahrungserwerb entstammen, kommen im Solitärspiel vor: Auflauern, Verfolgen (von scheinbar sich selbst bewegenden Objekten), Anspringen, Mäusesprung, Beißen, Totschütteln, Hoch- und Seitwärtsschleudern, Betasten mit der Vorderpfote, Schieben mit der Nase, Vornscharren (Scharrmäuseln?), Abreißen mit Pfotenstemmen (wahrscheinlich nur als reifende Instinkthandlung am Ersatzobjekt), ferner Laufen und Springen mit dem Spielobjekt im Fang.

Junge Feneks spielen sehr oft sowohl mit Scheinbeuten als auch mit (meist) toten Beutetieren, mit beiden gleichsam intensiv. Während Solitärspiele bei mehr als zwei Jahre alten Rotfüchsen kaum mehr vorkommen (Tembrock, 1958), sah ich Dodo und Nickie auch im Alter noch häufig mit der toten Beute spielen (Gauthier-Pilters, 1962).

Spielerisches Betasten mit der Vorderpfote und Schieben mit der Nase waren die erste Betätigung mit Objekten in der 6. Woche.

Dabei mochte es sich um eine vorzeitig aktivierte Teilhandlung des Futterversteckverhaltens handeln, das „Fifi" bereits am 17. Tag andeutete, indem sie vor einem Stück Fleisch mit der Nase über den Boden „ins Leere" schob. Seitz (1950) sah dies beim Rotfuchs erst am 29. Tag. Das Scharren, das verschiedenen Funktionskreisen angehört (Bauscharren, Versteckscharren, Scharren vor dem Hinlegen und Defäkieren usw.), beobachtete ich schon in der 4. Woche. Das Futterversteckverhalten war spätestens in der 8. Woche vollständig.

In der 7. Woche trat im Umgang mit dem gleichen Objekt (Hühnerfeder) Auflauern, Anspringen und Umtanzen hinzu. Kurz danach wurde das Beutespiel durch Hoch- und Wegschleudern ergänzt.

Als Scheinbeute dienen die verschiedensten Objekte: Futterbrocken wie Datteln, Trauben, Nüsse, Brotstückchen, Fleisch und sogar Rosinen (GAUTHIER-PILTERS, 1962), ferner Steinchen, Gummibälle, rohe Kartoffeln usw. Ein durch Schleudern in Bewegung gebrachter Ball löste Verfolgung, Umtanzen, Anspringen, Mäusesprung, erneutes Wegschleudern usw. aus. Ebenso intensiv und ausdauernd wurde mit rohen Kartoffeln gespielt, die die Jungen unzählige Male von einem Sofa herunterwarfen. Vielleicht wirkte hier außerdem ein Geräuscheffekt stimulierend, wie beim Fuchs im Spiel mit Holzklötzchen (TEMBROCK, 1958). Fleisch wird höchstens hoch- und weggeschleudert. Gegenstände, die sich nicht gut wegschleudern, aber gut zerreißen lassen, wie Papier und Stoff, lösten bei den Welpen Betasten mit der Vorderpfote, wechselseitiges Scharren (Versteckscharren oder Ausgraben der Beute), Zerreißen mit Pfotenstemmen und Totschütteln aus, also Elemente aus dem Fang- und Freßverhalten.

Bezeichnend für das Beutespiel ist, daß Feneks gleich welchen Alters die tote Beute (zumindest junge Feneks auch die Scheinbeute) nicht nur seitwärts weg- und hochschleudern, sondern sie außerdem mit Vorliebe in ein Loch, gegen eine Wand oder von einem erhöhten Platz werfen. Gerade dieses Verhalten wirkt besonders lustbetont und wird gewöhnlich viele Male wiederholt. TEMBROCK (1958) erwähnt, daß ein spielender Jungfuchsrüde ein Stück Fleisch oft nacheinander von einem erhöhten Brett herunterschleuderte.

Am Boden herumliegende Gegenstände, beispielsweise eine Zeitung oder ein Pantoffel, dienen mitunter als Spielplatz, auf den das beutespielende Tier immer wieder sein Spielobjekt trägt. Auch der Sprung mit dem Spielobjekt im Fang kommt vor. Langes Suchlaufen auf stereotypen Wegen mit der Scheinbeute oder der toten Beute im Fang ist im Spiel genauso häufig zu sehen wie im echten Beuteverhalten.

Wiederholtes Ablegen und Umhertragen der gefangenen Beute ist auch von Katzen bekannt (LEYHAUSEN, 1956).

Die solitären Beutespiele enthalten zuweilen Elemente aus dem Fluchtverhalten. Die 6 Wochen alte Fifi raste nach einer 3stündigen Autofahrt wild im Zimmer umher, biß unter häufigen Umdrehungen sich in den Schwanz, dann in die Eisenfüße des Ofens, behandelte zwischendurch verschiedene umherliegende Objekte, Futterbrocken, Lumpen und Papierfetzen, als Scheinbeute, schob sie mit der Schnauze am Boden entlang, umtanzte sie und machte vor ihnen Luftsprünge.

Auch beim Fenek verlaufen die Spiele durchaus nicht immer im „entspannten Feld" (BALLY, 1945), was auch TEMBROCK (1958) bei seinen Rotfüchsen feststellte. Mitunter kann es zu Überlagerungen von Spiel und aggressiven Handlungen kommen, wenn das mit der Beute spielende Tier den sich nähernden Artgenossen heftig abwehrt und gleich darauf weiterspielt. Oft versuchen die Tiere, sich gegenseitig die Beute zu stehlen und spielen abwechselnd damit. Das Hochschleudern der Beute tritt selbst noch bei starkem Futterneid zwischen mehreren Konkurrenten auf.

Soziale und solitäre Spiele können eine halbe Stunde und länger dauern. Sie sind häufig von echten Instinkthandlungen, wie Sichputzen, Defäkieren oder Fressen unterbrochen. Spiele mit freßbaren Scheinbeuten oder der toten Beute enden meist mit dem Verzehr derselben. Spiel und Fressen können mehrmals miteinander abwechseln.

Protokoll, 1. 5. 55: Dodo spielt mit einer Traube, scharrt mit einer Pfote danach, läuft und springt mit der Traube im Fang, wirft sie wiederholt in ein Loch und scharrt sie wieder heraus, schleudert sie hoch und frißt sie schließlich.

Wie aus nachstehenden Beobachtungen hervorgeht, können Instinktbewegungen verschiedener Funktionskreise im Spiel beliebig miteinander vermischt sein:

Protokoll, 27. 4. 54: Fifi, etwa 5 Wochen alt, und die etwas ältere „Muschi", stehen sich mit steil aufgerichtetem Schwanz lauernd gegenüber, machen mit gekrümmtem Rücken und zurück-

gelegten Ohren auf der Stelle mehrere Luftsprünge, springen sich dann an, reiten einander auf und beißen in die Ohren. Unmittelbar darauf macht jeder für sich aus dem Stand heraus Luftsprünge, ohne Bezug auf den Partner; dann springt Muschi Fifi von allen Seiten an, wirft sie um, stellt sich über sie. Fifi wehrt schreiend mit zurückgelegten Ohren ab.

4. Spiele mit artfremden Partnern

Zahme Welpen spielten zuweilen mit artfremden Partnern. Sie veranstalteten in den ersten Monaten im Garten der Forschungsstation von Beni-Abbès ausdauernde Rennspiele mit einer erwachsenen Schäferhündin, die ihnen von früher Jugend her bekannt war. Die Feneks waren stets bedeutend flinker als die Hündin, führten sie durch häufigen Richtungswechsel in die Irre, hetzten sie um Bäume und Sträucher herum und waren auf und davon, noch ehe die Hündin sie wieder entdeckte. Auch zwischen Rotfuchs und Hund kommen Kumpanbeziehungen vor, die meist in der Welpenphase entstehen (Tembrock, 1958).

Als die 6 Wochen alte Fifi zum ersten Male mit einem erwachsenen fremden Hund zusammentraf, begrüßte sie ihn schwach, einen noch blinden Hundewelpen am gleichen Tag aber lebhaft (Gauthier-Pilters, 1962). Einjährige und ältere Feneks, zahme wie scheue, wehrten fremde Hunde durch Keckern und Schnappen am Gehegegitter ab oder sie flohen vor ihnen, je nach Größe und Verhalten (besonders Stimme!) des Hundes.

In einer Eingeborenenhütte in Mauretanien sah ich einen 5 bis 6 Wochen alten Fenek mit einem wenige Monate alten befreundeten Schakal lebhaft spielen. Der angeleinte ziemlich scheue Schakal duldete das Zerren und Beißen des Fenek, der sich außerdem vor ihm wälzte und an ihm aufrichtete, er ging in meinem Beisein aber nur wenig darauf ein.

Das Auflauern und Anspringen vertrauter junger Katzen beantworteten unsere Feneks mit Flucht, ihr spielerisches Pfotenschlagen mit Beißintentionen oder Flucht.

Wenn der Artgenosse fehlte, reagierten zahme Welpen ihren Spieldrang oft an mir ab, und zwar mit Vorliebe, wenn ich im Bett lag. Dann jagten sie über mein Bett, sprangen meine sich unter der Decke bewegenden Füße an, umtanzten sie, schnappten nach ihnen, scharrten ausgiebig in meinen Haaren, zerrten daran und bissen in meine Ohren. Sie zeigten also Elemente aus dem Beuteverhalten. Abgesehen davon, daß ich zahme junge und erwachsene Feneks durch Weglaufen zum Nachlaufen veranlaßte, konnte ich keine regelrechten Rennspiele auslösen, wie Tembrock (1958) beim Rotfuchs.

5. Jahres- und tageszeitliches Auftreten der Spiele

Die Spielbereitschaft schwankt, zumindest bei erwachsenen Tieren, im Verlaufe des Jahres und scheint mit dem Ranz- und Brutverhalten in Beziehung zu stehen. In der Ranzzeit sah ich Nickie und Dodo kaum miteinander spielen. Das Verhältnis zwischen dem Paar war dann bis zur Hitze der Fähe gespannt, und die Fähe wehrte den ihr zu nahe tretenden Rüden meist ab. Vor dem Werfen jedoch forderte Nickie den Rüden häufig zum Spielen auf, oft nach einleitender Begrüßung, die jetzt auch als „Zwischenspiel" auftrat.

Auch bei Rotfüchsen wird das Spiel oft durch Begrüßungsverhalten eingeleitet, und zwar vor allem in der Zeit zwischen der Ranz und dem Werfen; in dieser Jahreszeit ist der Kontakt zwischen dem Paar besonders eng und das Begrüßungsverhalten überwiegt dann im Spiel.

Während bei Rotfüchsen aber nur Eltern und Kinder sowie Fähe und Rüde in Paarstimmung sich begrüßen (Tembrock, 1958), taten dies Dodo und Nickie zu jeder Jahreszeit. Ebenso begrüßen junge Feneks fremde Artgenossen meist unverzüglich, manchmal auch artfremde Tiere. Die im Alter von 2 bis 3 Monaten der Fähe Nickie beigesellten, inzwischen ein und zwei

Jahre alten Feneks empfangen die Fähe schon nach kurzer Trennung regelmäßig mit Ducklauf, heftigem Schwanzwedeln und Quietschen. Die Fähe begrüßt ihre Adoptivkinder meist schwächer als den Pfleger.

Während die allgemeine Spielbereitschaft bei verpaarten Rotfüchsen nach der Ranz erheblich sinkt und erst in der zweiten Jahreshälfte nach Abklingen des Brutverhaltens mit der Auflösung der Familie wieder ansteigt, um im Herbst ihren Höhepunkt zu erreichen, waren Dodo und Nickie, die nie erfolgreich züchteten, von Juni bis August besonders spielfreudig. Vielleicht hängt dies damit zusammen, daß durch den Ausfall der Pflegehandlungen „Energien“ für das Spiel frei wurden. Auch Tembrocks Füchse spielten in den Jahren ohne Fortpflanzung mehr als in solchen mit Fortpflanzung. In diesen Monaten waren Nickies Beutespiele besonders lebhaft und von langer Dauer und enthielten zudem ein wichtiges Element aus dem Brutverhalten, nämlich das Futterzutragen, das bei der Rotfüchsin in der 4. Lebenswoche der Welpen beginnt und 4 Monate dauert. Im Spiel trug Nickie die tote Beute oft zum Rüden hin und legte sie vor ihm ab, wehrte ihn aber ab, sobald er die Beute zu fassen versuchte (Gauthier-Pilters, 1962).

Feneks spielen hauptsächlich abends und nachts, zur Zeit der größten Aktivität. Zahlreiche Jungtiere, die ich in meinem Zimmer hielt, jagten nachts einander oft stundenlang, mit Vorliebe über Betten, Tische und Stühle. Zwischendurch zeigten sie Kampf-Beutespiele. Drei wenige Wochen alte, nicht ganz zahme Welpen, die mich 14 Tage auf einem Ritt in Mauretanien begleiteten und nachts an meinem Feldbett angebunden waren, balgten sich abends und nachts, trotz der geringen Bewegungsfreiheit, ausgiebig und gruben zwischendurch tiefe Baue im Sand.

Gewisse äußere Anreize, die die Aktivitätsbereitschaft heben, wirken spielauslösend, beispielsweise ein neu angelegter Sandhaufen.

6. Reifung des Spielverhaltens

Die Reifungsvorgänge der einzelnen Spielformen wurden wegen wiederholter mehrtägiger Abwesenheit nicht fortlaufend beobachtet. Ferner lag das Alter der Wildfänge nicht auf den Tag genau fest, mit Ausnahme von dem Weibchen Fifi, das ich am Tage des ersten Augenöffnens erhielt (15. oder 16. Tag, nach schriftl. Mitteilung von Koenig).

Diejenigen im Spiel auftretenden Verhaltensweisen, deren Entwicklung verfolgt wurde, sind in nachstehender Tabelle aufgeführt, es ist jedoch möglich, daß manche erst nach vollem Ausreifen erkannt wurden. Zum Vergleich wurden die Erstbeobachtungen der gleichen Verhaltensweisen beim Rotfuchs (Tembrock, 1958, und Seitz, 1950) und Marderhund (Seitz, 1955) herangezogen.

Die Zahlen geben das Alter der Tiere bei der ersten Feststellung an. Die nicht eingeklammerten Zahlen der 1. Kolonne beziehen sich auf Fifi; die eingeklammerten Zahlen der 1. Kolonne geben die Lebenswoche an, in der die Verhaltensweise bei jenen Welpen beobachtet wurde, deren Alter nicht auf den Tag genau bekannt war. Zum Vergleich ist in derselben Reihe bei Fuchs und Marderhund die Lebenswoche in Klammern angeführt.

Die bisherigen Beobachtungen lassen vermuten, daß die Reifungsvorgänge beim Fenek im großen ganzen mit denen beim Rotfuchs übereinstimmen; hier wie dort treten als erstes die Kontaktspiele (Beiß-, Kampf- und Kampf-Beutespiele), sodann die Rennspiele und schließlich die Solitärspiele auf.

Etwa von der 4. Woche an nimmt das wechselseitige Scharren mit den Vorderpfoten einen wesentlichen Anteil am Gesamtverhalten des Jungtiers ein. Drei 5 bis 6 Wochen alte Welpen, die ich nach einem Ritt mittags auf den heißen, fast schattenlosen Sand-

Erstbeobachtungen einiger im Spiel auftretenden Verhaltensweisen

		Fenek	Rotfuchs		Marderhund
			(Tembrock)	(Seitz)	(Seitz)
	Beuteverhalten				
	1. Fleischmahlzeit	16	20	26	
s	Seitliches Kopfschütteln[1] („Totschütteln")	16	29	22	22
	Nasenschieben vor liegendem Fleisch	17	29	29	25
	Festhalten des Fraßes mit den Vorderpfoten	16	20	28	25
S s	Lauerstellung	34	42	46	
S s	Luftsprünge (unvollständige Mäusesprünge?)	34	40		35
s	Nasenschieben vor Gegenständen	39			
s	Betasten von Gegenständen mit der Vorderpfote	39	29	46	
S s	Seitl. Kopfschütteln ins Leere	49			
S s	Umtanzen (Männchen machend)	47	37	54	
s	Hochschleudern	(7.)	37 (6.)	54 (8.)	(6.)
s	Scharren mit den Vorderpfoten (Versteckscharren oder Ausgraben der Beute)	44	37	43	
S s	Mäusesprung (vollkommen)	56 (8.)	29 (5.)	48 (7.)	(7.)
s	Seitwärtsschleudern	51	41	54	
	Aggressives Verhalten				
S	Beißversuche gegen Partner	(3.)	17 (3.)		
S	Aufrichten auf Hinterbeinen	(4.)	(5.)		
S	Aufreiten von hinten[2]	(4.)	20 (3.)		
S	Schnauzenbeißen	(4.)	31 (5.)		
S	Pfotenschlagen (nur im Spiel?)	(4.)	33 (5.)		
S	Anspringen	(5.)	31 (5.)	46 (7.)	23 (4.)
S	Kehlbiß bei gleichzeitigem Niederdrücken	(7.)			
	Fluchtverhalten				
S s	Rennen	(6.)	26 (4.)		
	Rennspiel vollkommen	48	48		
S	Überspringen des Partners	48	40		
	Begrüßungsverhalten				
S	Vollständige Begrüßung (Fenek: Ducklaufen, Schwanzwedeln, Wälzen, Quietschen)	(6.)	(5.)	51 (8.)	
	Verhalten der Ruhe				
	Scharren vor dem Niederlegen	34	70 !		
	Scharren, auf Boden und an vertikalen Flächen (Bauscharren)	(4.)	34 (5.)		

S — im Sozialspiel
s — im Solitärspiel

[1] Beim Fenek wurde seitliches Kopfschütteln erstmals beim Verzehr von Fleisch beobachtet, wobei nicht deutlich zu erkennen war, ob es sich um ein „Totschütteln" oder um das mehr zitterhafte Abschütteln von Futterbrocken handelte. — [2] Kann auch dem Paarungsverhalten entstammen; ist es mit Nackenbiß verbunden, gehört es zum aggressiven Verhalten.

boden setzte, begannen unverzüglich und pausenlos zu scharren und hatten bereits nach 10 Minuten jeder einen 40 cm tiefen Bau ausgegraben. Wie schon VOGEL (1962) betonte, scheint das verstärkte Scharrbedürfnis beim Fenek eine besondere Anpassung an die Umwelt zu sein.

Bemerkenswert ist auch, daß das Scharren vor dem Hinlegen beim Fenek wesentlich früher reift (5. Woche) als beim Rotfuchs (10. Woche). Für den jungen Fenek ist das frühzeitige Vorhandensein dieser Verhaltensweise auf Grund der Lebensweise im heißen Sand unbedingt lebenswichtig. Man bedenke, daß sich oft schon im April, also wenn die Jungen erst wenige Wochen alt sind, die Sandoberfläche auf etwa 60° C erhitzt. Schon 10 cm unter der Oberfläche ist die Temperatur wesentlich geringer und in 30 cm Tiefe schließlich machen sich Temperaturschwankungen kaum mehr bemerkbar.

7. Ethologische Beziehungen des Spiels zu anderen Funktionskreisen

Die meisten im Spiel des Fenek beobachteten Verhaltensformen stehen mit solchen anderer Funktionskreise in Beziehung (S. 337). Folgende Verhaltenselemente sind eindeutig dem Kampfverhalten entnommen: Aufstellen, Anspringen, Halsbeißen bei gleichzeitigem Niederdrücken, Rückenbiß bei gleichzeitigem Umwerfen, Abwehrstemmen des hingestürzten Tieres, Aufreiten mit Rückenbiß (noch nicht bei kämpfenden Feneks beobachtet, wohl bei Rotfüchsen, TEMBROCK, 1957), das Folgen, Flüchten und Hinterrückenbeißen.

Das spielerische Nackenbeißen kann sowohl dem Kampf-, als auch dem Geschlechtsverhalten angehören. Kurzer Biß in den Nacken der Fähe ist in der Hochranz beim Fenekrüden häufig unmittelbar vor dem Aufreiten zu sehen, nicht aber während des Aufreitens. Auch beim Rotfuchs kommt der Nackenbiß vor der Paarung vor (SEITZ, 1950). Ebenso beißt der brünstige Marderhundrüde die Hündin vor der Paarung in den Nacken (SCHNEIDER, in SEITZ, 1950). Der Kater beißt nicht nur während der Paarung zu, sondern auch unmittelbar davor, um das spröde Weibchen festzuhalten. Dagegen beißen Pantherinae nur im Höhepunkt der Begattung lose zu (LEYHAUSEN, 1956). LEYHAUSEN leitet den Nackenbiß bei der Kopulation stammesgeschichtlich vom Tötungsbiß ab.

Das dem Kampfspiel oft vorangehende Lauern und Anspringen sind nach TEMBROCK (1958) beim Rotfuchs unspezifische Kampfeinleitungsformen, könnten m. E. aber auch, wie der auf das Lauern gewöhnlich folgende Mäusesprung, dem Beuteverhalten entnommen sein. Im Spiel steht der Schwanz beim lauernden Fenek senkrecht hoch, ob er — wie beim Rotfuchs — vor der lebenden Beute gesenkt wird, vermag ich mangels genügender Beobachtungen über den echten Beuteerwerb nicht zu sagen.

Luftsprünge wurden vor allem im Spiel beobachtet und erinnern an unvollständige Mäusesprünge. Die 2 Monate alte Fifi lief einen lebenden Dornschwanz an und machte vor ihm einen Luftsprung, ehe sie ihn beschnupperte und nach ihm schnappte.

Das Wälzen aus der Seitenlage heraus, als Aufforderung oder Zwischenspiel, ist typisch für das Begrüßungsverhalten. Es kommt zumindest beim Rotfuchs auch als „Drohwälzen" (TEMBROCK, 1957) vor.

Die schüttelnden Kopfbewegungen beim Biß in Ohren, Schwanz, Beine und (gelegentlich) Rumpf entsprechen wohl dem Beißschütteln, das auch kämpfende Marderhunde, Wölfe, Goldschakale und Rotfüchse zeigen, die letzten speziell beim Halsbiß. Es ist dem bei den Caniden weit verbreiteten Totschütteln sehr ähnlich und dürfte aus dem Beuteverhalten sekundär in das Kampfverhalten übernommen worden sein. SEITZ (1959) erwähnt, daß eine etwa 8 Wochen alte Rotfüchsin einen jungen Schakal mit Mäusesprüngen überfiel und schüttelte.

Das seitliche Kopfschütteln ins Leere, das ich besonders in der 7. und 8. Woche im

sozialen wie solitären Spiel beobachtete, dürfte zum Komplex des Beuteverhaltens gehören und als Totschütteln ins Leere zu deuten sein. Tembrock (1958) zählt das Kopfschleudern (schleudernde Kopfbewegungen ins Leere) in den Initialspielen (einleitenden Spielformen) zu den „Nur-Spielformen" und sieht es als stark übertriebenes Beißschütteln ins Leere an. Ich nahm es im Spiel bisher nur zu dem Zeitpunkt wahr, an dem auch das Totschütteln reift.

Ferner erwähnt Tembrock (1958) als Formen des Solitärspiels beim Fuchs das Spielschleudern, wobei seitlich aus dem Maul heraushängende Spielobjekte mit den Schneide- und Eckzähnen gefaßt und hin- und hergeschleudert werden, sowie das Spielschütteln bei deutlich höherer Frequenz und geringerer Amplitude.

Beide Bewegungsweisen kommen auch beim Fenek vor, im (Beute-)Spiel mit Sicherheit nur die erste, nämlich das „Totschütteln" der Scheinbeute oder auch der toten Beute. Das von Tembrock beschriebene Spielschütteln scheint dagegen dem Abschütteln von Futterbrocken ähnlich zu sein, das sich nach meinen bisherigen Beobachtungen durch eine höhere Frequenz und niedrigere Amplitude vom Totschütteln unterscheidet. Der Fenek schüttelt in dieser Weise vor und während dem Verzehr nicht nur Fleisch und andere Nahrungsstücke, denen Sand und Schmutz anhaftet, sondern auch tote Beutetiere, wie Mäuse, Vögel, Ratten und sogar junge Kaninchen. Manchmal werden auch erbeutete Käfer, Würmer und dergl. vor dem Fressen ganz schnell hin- und hergeschüttelt. Diese Bewegung scheint zumindest bei solch kleinen Beutetieren eher dem Abschleudern von Schmutzteilchen, als dem Töten zu dienen. Man bedenke, daß der Fenek seine Beute gewöhnlich im Sand findet und daher das Abschütteln in jedem Falle — auch bei größeren Beutetieren — zweckmäßig ist. Bisher habe ich es deutlich nur im Zusammenhang mit dem Freßakt gesehen — also auch im Spiel mit der toten Beute, die ja gewöhnlich verzehrt wird —, nicht aber im Spiel mit der Scheinbeute. Als ich der 16 Tage alten Fifi zum erstenmal Fleisch vorsetzte, hielt sie es mit den Vorderpfoten fest und schüttelte es. Ob es sich hier um ein Totschütteln oder um das offenbar schnellere Abschütteln handelte, vermag ich nicht zu sagen.

Tembrock (1957) gibt für das Totschütteln beim Rotfuchs als Kennzeichen die hohe Frequenz bei geringer Amplitude an, allerdings verglichen mit dem Hoch- und Seitwärtsschleudern, das ja sehr ausgreifend ist. Nach Leyhausen (1956) entwickelt sich das Totschütteln bei Caniden stammesgeschichtlich aus der gleichen Wurzel wie das Abschütteln von Futterbrocken. Bei der Katze dienen die Abschleuderbewegungen aber nur zum Entfernen von Federn und Haaren, die sich beim Rupfen in den Zähnen festsetzen, nicht aber zum Töten. Auch Tembrock (1957) weist darauf hin, daß das Abschütteln von Fremdkörpern an der Nahrung vom Totschütteln unterschieden werden muß, ohne aber näher auf die Unterschiede einzugehen. Eine genaue Differenzierung beider Bewegungsweisen beim Fenek ist erst nach weiteren Beobachtungen über den echten Beuteerwerb möglich.

So konnte ich auch noch nicht eindeutig feststellen, ob das Hoch- und Seitwärtsschleudern der Beute oder Scheinbeute, das auch Rotfuchs, Wolf und Marderhund zeigen, beim Fenek nur im Beutespiel vorkommt, oder ob diese Verhaltensformen wie es Seitz (1950) betont, im ernsten Beuteverhalten der Vernichtung des Opfers dienen. Von der 9. Woche an schleuderten junge Feneks lebende Eidechsen, Käfer und Heuschrecken hoch, ehe sie sie verzehrten. Im Beutespiel junger und erwachsener Feneks ist das Wegschleudern der Beute regelmäßig zu sehen und kommt sogar noch bei starkem Futterneid zwischen mehreren Konkurrenten vor. Seitz (1950) erwähnt, daß sein Silberfuchsrüde lebende Meerschweinchen noch vor dem Töten schüttelte und wegschleuderte, Schmidt (in Seitz 1950) berichtet ähnliches vom Wolf, Seitz (1950) und Franz (in Seitz 1950) vom Marderhund. Tembrock (1958) entgegnet, daß Rotfüchse dies aber nur in nicht hungrigem Zustand und vor allem in der Jugend tun und zählt das Hoch- und Seitwärtsschleudern zu den Nur-Spielformen.

Das Überspringen des Partners im Rennspiel, das beim Rotfuchs ebenfalls nur im Spiel vorkommt, zeigt der Fenek oft im nicht spielerischen Verhalten, wenn er im Gehen oder aus dem Stand heraus — oft auch im Stereotypielauf — einen ihm im Wege stehenden Artgenossen überspringt, genauso wie ein beliebiges Hindernis. Er tut dies dann allerdings mit geringerem Schwung als aus dem spielerischen Rennen heraus.

Neben den erwähnten Verhaltenselementen, die auch in anderen Funktionskreisen auftreten, gibt es auch beim Fenek solche, die nur im Spiel vorzukommen scheinen. Wie TEMBROCK (1958) in seiner ausführlichen Analyse des Spiels beim Rotfuchs darlegte, finden sich reine Spielformen vor allem in den Initialspielen (Verhaltensweisen, die soziale Spiele einleiten oder unterbrechen), die echte Ausdrucksbewegungen sind.

Das Pfotenschlagen nach dem Partner, den Prallsprung im Rennspiel, das Umtanzen (Männchen machen) sowie den Spielsprung (Sprung mit dem Spielobjekt im Fang) sah ich auch beim Fenek bisher nur im Spiel.

Das Umtanzen deutet TEMBROCK als stark übertriebene Intention zum Mäusesprung, den Spielsprung als eine Verbindung von Beutesprung und Beutetragen. VOGEL (1962) erwähnt, daß seine isolierte Fenekfähe oft auf den Hinterbeinen aufgerichtet tänzelte, in einem Falle 10 Sek. lang!

Das für das Solitärspiel des Fenek bezeichnende Werfen der Spielobjekte oder toten Beutetiere von erhöhten Plätzen, gegen eine Wand oder in ein Loch mutet wie eine „entdeckte“ Form des Schleuderns an und wird mit besonderer Beharrlichkeit ausgeübt. Es tritt im letzten Fall in Verbindung mit wechselseitigem Scharren der Vorderpfoten auf, das offenbar dem Versteckscharren oder Herausscharren der Beute (Insekten oder Eidechsen im Sand!) entspricht.

Eine weitere Form des Initialspiels beim Rotfuchs ist das Tragen von Objekten in die Nähe des Spielpartners (Spieltragen, TEMBROCK 1958). Nickie zeigte einige Zeit nach dem Werfen im Spiel mit der toten Beute ein ganz ähnliches Verhalten, das offenbar mit dem Futterzutragen zusammenhängt (GAUTHIER-PILTERS 1962), doch sah ich sie nie Objekte zum Rüden tragen. Als aber die wegen Tod des Rüden nicht zur Fortpflanzung gekommene Fähe 1963 mehrere Monate mit uns in der Wohnung lebte, trug sie fast den ganzen Monat April hindurch die verschiedensten Gegenstände, wie Bauklötzchen, Radiergummi, Futterbrocken und Staubsaugerteile täglich mehrere Stunden, gewöhnlich auf stereotypen Wegen wie im Spiel mit der toten Beute, durch die Wohnung und legte sie zwischendurch wiederholt vor mir ab. Streichelte ich die zu dieser Zeit besonders zutrauliche Fähe, äußerte sie das typische Begrüßungsquietschen, ohne den Gegenstand loszulassen. Nahm ich sie jedoch am Nackenfell hoch, ließ sie ihn augenblicklich fallen.

Mitunter zeigte sie zwischendurch Elemente aus dem Beuteverhalten, wie Hochschleudern und Versteckscharren. Das ganze Verhalten wirkte sehr starr. Manchmal mutete es zwar wie ein Spiel an:

Protokoll, 8. 4. 1963: Nickie trägt Bauklötzchen auf stereotypen Bahnen durch mehrere Zimmer im schnellen Trab umher, legt es oft vor mir ab und blickt mit vorgestellten Ohren zu mir auf. Jedesmal, wenn ich das Klötzchen ein Stück wegwerfe, bringt sie es mir sofort. Schließlich legt sie es in die Abortkiste, ohne es aber zu verstecken, holt es kurz danach wieder, springt damit auf das Sofa, schleudert es einige Male in die Höhe und scharrt, deutet also Versteckverhalten an. Sie setzt das Tragen aber gleich fort, springt mit dem Objekt im Maul auf Stühle und Tische und folgt mir durch mehrere Zimmer. Eine Stunde später verfährt sie ebenso mit einem Radiergummi, den sie mir wiederholt zuträgt. Als sie an einer Nudel vorbeikommt, läßt sie den Gummi fallen, knabbert kurz an der Nudel, nimmt dann den Gummi wieder auf und trägt ihn über ½ Stunde umher. Schließlich läßt sie ihn auf ihrem Ruhekissen liegen und legt sich kurz daneben.

Langes Suchlaufen ist auch für die futterzutragenden Eltern typisch. Es ist sinnvoll, daß für diese Handlung reichlich Energien bereitstehen, da in der Natur gewiß oft ein weiter Weg zwischen dem Ort des Beutefangs und dem Bau liegt.

Nickie hatte in den sechs vorangegangenen Jahren jedesmal zwischen dem 19. 3. und 1. 5. geworfen; die Jungen lebten aber immer nur wenige Tage. Es ist also möglich, daß dieses auf den Pfleger gemünzte Objekttragen, ebenso wie das Hintragen der toten Beute zum Rüden, mit dem Futterzutragen zusammenhängt, das bei der Rotfüchsin normalerweise in der 4. Lebenswoche der Welpen beginnt, bei manchen Fähen aber schon unmittelbar nach der Begattung vorübergehend auftrat und bei Nickie in jenem Jahr vielleicht auch vorzeitig aktiviert war.

Der Rotfuchsrüde beginnt mit dem Fleischzutragen bereits 3 Wochen nach der Paarung. Auch der Fenekrüde Dodo zeigte es in manchen Jahren schon 8 bis 14 Tage vor der Geburt. Nach Tembrock (1957) scheint das primär zur Welpenaufzucht gehörende Verhalten beim Rüden sekundär vorverlagert, weil es zweckmäßig ist, wenn die Fähe in den letzten Wochen vor dem Werfen sich selbst nur wenig um den Nahrungserwerb zu kümmern braucht.

Rensch (1950) beobachtete das Tragen von Objekten bei seinem isolierten Fenekrüden 11 Jahre hindurch ebenfalls nur zu einem bestimmten Zeitpunkt, und zwar während der 4 bis 8 Wochen dauernden Paarungszeit. Dann trug der Rüde täglich 1 bis 3 Stunden lang Gegenstände im Fang umher, mit Vorliebe eine getrocknete Hasenpfote, in Ermangelung aber auch Papierknäuel. Dabei versuchte er, so viel zu tragen, wie das Maul nur eben fassen konnte. Rensch vermutet bestimmte Paarungsgewohnheiten dahinter, ich konnte dieses Verhalten bei unseren vergesellschafteten Feneks aber nicht zur Ranzzeit beobachten.

Vom 5. April an trug Nickie etwa 14 Tage hindurch täglich mehrere Stunden ein Staubsauger-Zubehörteil umher, das sie aus dem Schrank geholt hatte, und legte es, ebenso wie die übrigen Objekte, oft vor mir ab. Dabei war ihr Bestreben, aus der 30 qm großen Küche in die Nebenräume zu gelangen, größer als zuvor.

Protokoll, 11. 4. 1963: Nickie versucht vergeblich, mit dem 20 cm langen Teil, das sie quer im Maul trägt, durch einen 10 cm breiten Türspalt zu gelangen. Nachdem sie längere Zeit vor der Tür gescharrt hat, wie sie es auch vor Hindernissen tut, legt sie es hin, schlüpft hindurch und zieht es mit den Zähnen nach. Beim 2. Versuch scharrt sie nur noch kurz, legt das Teil aber zu weit vom Türspalt ab, so daß sie es von der anderen Seite nicht erreichen kann. Sofort kommt sie zurück, legt es der Länge nach in den Türspalt, läuft hindurch und zieht es nach.

Auffallend war, daß die Fähe immer wieder diesen Gegenstand, der etwa der Größe eines neugeborenen Welpen entsprach, bevorzugte und ihn meist an dem röhrenförmigen Ende anfaßte, nicht aber an dem flachen. Sie trug ihn besonders lange umher, am 18. 4. fast einen halben Tag ununterbrochen, und deutete dabei keine Elemente aus dem Beuteverhalten an. Ging der Gegenstand verloren oder versteckte ich ihn, suchte sie sofort erregt danach. Manchmal folgte sie mir dann dicht und schnappte, von hinten kommend, nach meinen Füßen, genauso, wie sie es unmittelbar nach Entfernung der verendeten Welpen zu tun pflegte.

Es ist möglich, daß in diesem besonderen Falle das Objekttragen mit der Handlung des Jungentransportes zusammenhängt; Nickie sah man oft mit dem neugeborenen Welpen im Fang längere Zeit umherlaufen. Seton (in Tembrock 1957) erwähnt, daß die gestörte oder geängstigte Fuchsmutter danach strebt, mit dem Welpen im Fang einen besseren Platz zu suchen, bis er vielleicht zu Tode geschleppt wird. Offenbar war dies manchmal bei Nickie die Todesursache ihrer Jungen.

Einen der Welpen fanden wir etwa 24 Stunden nach der Geburt mit einem oberflächlichen Schnitt über Nacken und Nase tot vor.

In diesem Zusammenhang sei noch folgende Beobachtung erwähnt, die an ein Übersprungverhalten erinnert:

Nickie, die sich anscheinend in dem fremden, 35 qm großen Raum, in dem sie, vom Rüden getrennt, geworfen hat, nicht „heimisch" fühlt, läuft am 3. Tag nach der Geburt

wiederholt mit einem Welpen im Fang längere Zeit durch das Zimmer. Sie tat dies auch schon am 1. Tag, kaum aber am 2. Tag. Ich beobachte sie durch das Schlüsselloch. Als ich ihr Futter vorsetze, kommt sie gleich aus ihrer Kiste, frißt hastig, läuft dann in die Kiste zurück, holt einen Welpen und legt ihn vor mir ab, läuft zur offenstehenden Tür, kommt zurück und nimmt den Welpen wieder auf. Ich verlasse schnell das Zimmer und schließe die Tür, höre aber, daß sie weiter umherläuft und mehrmals einen dem Begrüßungsquietschen ähnlichen Laut äußert, während sie bisher das Junge stets stumm transportierte. Dabei läßt sie wiederholt etwas fallen, zweifellos den Welpen. Ich gehe wieder hinein und nehme den mitten im Zimmer liegenden Welpen zu mir, der schon sehr schwach ist und eine Stunde später eingeht. Nickie beachtet den toten Welpen nun nicht mehr, zerrt aber sogleich ungestüm an allen nur geeigneten Gegenständen, auch an mir.

1966 war das Tragen von Objekten bei der zeitweise isolierten Fähe Nickie vor und während der Brunstzeit zu sehen, nämlich als sie von Mitte Januar bis Mitte Februar die meiste Zeit in unserer Wohnung verbrachte. Dort trug sie die ersten 14 Tage mehrere Stunden täglich zu bestimmten Zeiten ein 5 cm breites Stück Hundekuchen quer im Maul umher, bis sie das ihr bekannte Staubsauger-Zubehörteil entdeckte, das sie die nächsten 14 Tage regelmäßig lange herumschleppte.

Zusammenfassung

Im Verlaufe von bisher 11 Jahren wurden 21 Feneks (alles Wildfänge) verschieden lange Zeit hindurch beobachtet, davon 1 ♂ (Dodo) 8 Jahre und 1 ♀ (Nickie) 10 Jahre lang. Das Spielverhalten wurde vorwiegend bei Jungtieren, sowie bei dem Paar Dodo und Nickie untersucht. Es steht in enger Beziehung zu dem des Rotfuchses.

Die sozialen Spiele gliedern sich in Kampfspiele, (unvollständige) Beutespiele und Rennspiele, die meist miteinander vermischt auftreten. Die solitären Spiele sind durchweg Beutespiele, die der Fenek, zum Unterschied vom Rotfuchs (Tembrock 1958), auch nach dem 2. Lebensjahr zumindest mit toten Beutetieren noch oft ausübt.

Typisch für das solitäre Beutespiel, das gewöhnlich auf begrenztem Raum stattfindet, sind neben dem Hoch- und Seitwärtsschleudern das Werfen der toten Beute oder Scheinbeute von erhöhten Plätzen, gegen eine Wand oder in ein Loch als vermutlich „entdeckte“ Form des dem Beuteverhalten entnommenen Schleuderns.

Kampfspiele gingen zwischen dem Paar zuweilen in Ernstverhalten über; der Rüde zeigte dann das gleiche Imponierverhalten, mit dem er in der Ranzzeit die Sprödigkeit der Fähe beantwortet.

Junge Feneks spielten mit Hunden, Schakalen und Menschen, nicht aber mit Katzen.

Die Spielbereitschaft schwankt mit der Jahres- und Tageszeit. Vor dem Werfen zeigte die Fähe im Spiel mit dem Rüden vor allem Elemente des Begrüßungsverhaltens, nach dem Werfen solche des Brutverhaltens (Futterzutragen).

Die Reifungsvorgänge der Spielformen scheinen mit denen des Rotfuchses im wesentlichen übereinzustimmen.

Die meisten im Spiel auftretenden Verhaltensweisen kommen auch in anderen Funktionskreisen vor. Eine besonders ausgeprägte Form des auf den Pfleger gemünzten Objekttragens wird beschrieben. Dieses offenbar dem Futterzutragen entsprechende Verhalten wurde nur während einer bestimmten Zeitspanne bei der isolierten Fähe beobachtet und hatte zuweilen Spielcharakter. In einem bestimmten Falle mochte es sogar mit der Bruthandlung des Jungentransportes in Beziehung stehen.

Summary

Within the last 11 years 21 Fennecs, all born in the wild (northwestern and western Sahara) have been observed for different periods of time, one male (Dodo) throughout 8 years and one female (Nickie) throughout 10 years. The playing activity has been studied particularly of young animals and the pair Dodo and Nickie. It shows a close relation to that of *Vulpes vulpes*.

The social games are composed of fighting-, (uncomplete) predatory- und running plays; mostly mixtures of all these play-forms have been seen.

The solitary plays are generally predatory plays, which, contrary to Foxes (Tembrock

1958), also adult Fennecs show frequently, at least with dead preys. Typical patterns of these plays are the throwing upward and sideways of the dead prey or the substituted prey, as well as throwing downward from high situated places, throwing against vertical objects or into holes, these last three forms looking like "discovered" forms of the usual prey-throwing, common to the predatory behaviour.

Fighting games between the pair ended sometimes into serious quarrels: the male then showed the same threatening display as during the rutting season, when the female "coyly" repells him.

Young Fennecs played with dogs, jackels and men, not however with cats.

The play behaviour is subjected to certain seasonal and daily fluctuations. During the last weeks before bringing forth the young, the female, playing with the male, often showed elements of greeting behaviour, after parturation those of breeding behaviour (carrying of food).

The process of maturing of the playing patterns seem to correspond almost to that of the Fox.

Most of the related play forms are in close relation to instinctive activities. One specially intense form of "object-carrying" aimed at the author and looking sometimes like a play has been related. It seems to have its origin in the food-carrying behaviour and was observed only at a certain period with the isolated female. In one particular case it might even have been in relation with the breeding pattern of carrying the new-born animal.

Literatur

Bally, G., 1945: Vom Ursprung und von den Grenzen der Freiheit. Eine Deutung des Spiels bei Tier und Mensch. Basel.

Gauthier-Pilters, H., 1962: Beobachtungen an Feneks *(Fennecus zerda* Zimm.). Z. Tierpsychol. 19, 440–464.

Heimburger, N., 1961: Beobachtungen an handaufgezogenen Wildcaniden (Wölfin und Schakalin) und Versuche über ihre Gedächtnisleistungen. Z. Tierpsychol. 18, 265–284.

Leyhausen, P., 1956: Das Verhalten der Katzen (Felidae). Kükenthals Handbuch der Zoologie VIII, 10, 1–34.

Meyer-Holzapfel, M., 1956: Das Spiel bei Säugetieren. Kükenthals Handbuch der Zoologie VIII, 10, 1–36.

Rensch, B., 1950: Beobachtungen an einem Fenek *(Megalotis zerda* Zimm.). D. Zool. Garten N. F. 17, 30–40.

Seitz, A., 1950: Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Caniden. Beobachtungen an Füchsen *(Vulpes* Briss.). Z. Tierpsychol. 7, 1–46.

Seitz, A., 1955: Untersuchungen über angeborene Verhaltensweisen bei Caniden. III. Teil: Beobachtungen an Marderhunden *(Nyctereutes procyonoides* Gray). Z. Tierpsychol. 12, 463–489.

Seitz, A., 1959: Beobachtungen an handaufgezogenen Goldschakalen *(Canis aureus algirensis* Wagner, 1843). Z. Tierpsychol. 16, 747–771.

Tembrock, G., 1957: Zur Ethologie des Rotfuchses, unter besonderer Berücksichtigung der Fortpflanzung. D. Zool. Garten N. F. 23, 289–532.

Tembrock, G., 1958: Spielverhalten beim Rotfuchs. Zool. Beiträge N. F. 3, 423–496.

Vogel, Ch., 1962: Einige Gefangenschaftsbeobachtungen am weiblichen Fenek *(Fennecus zerda,* Zimm., 1780). Z. Säugetierkunde 27, 193–204.

Anschrift der Verfasserin: Dr. Hilde Gauthier-Pilters, 33 Rue Gambetta, Saulieu (Côte d'Or), France

Homing experiments with an African antelope

By Walter Leuthold

Department of Zoology, Washington State University, Pullman, Washington, U. S. A.

Eingang des Ms. 28. 2. 1966

During a study on behavior, social organization, and reproduction of the Uganda kob, *Adenota kob thomasi* (Neumann, 1896) (Fig. 1), it became evident that the total population of about 15 000 animals was subdivided into thirteen to fifteen units, each attached to one of the arenas or territorial breeding grounds (TGs) existing in the area (Buechner 1961, 1963; Leuthold, in press). In over 90 % of the observations tagged animals were found within 0–4 km of the TG near which they were originally captured. As there were no geographical or ecological barriers between the different TGs, the attachment to a restricted area was thought to be based on tradition within the population units; its possible ecological implications have been discussed by Buechner (1963, in press). To test the strength of the traditional attachment of individual males to a TG and its vicinity, several kob were transported to an area presumed to be foreign to them; the areas of capture and release were visited frequently in an effort to keep track of the animals movements.



Fig. 1. Adult male Uganda kob. Height at shoulder ca. 100 cm, Weight 85—95 kg

Methods

Eight adult males, all territorial on a TG, were captured with succcinycholine chloride as an immobilizing drug, administered by projectile syringes propelled from a modified shotgun (Buechner, in press). After immobilization the kob were tranquilized with "Largactil" (chloropromazine), blindfolded, and loaded into the back of the Landrover, with their legs tied. They were then driven to the location of release. They were marked conspicuously with colored plastic neckbands, ca. 10 cm wide, in addition to the ear tags used for marking other individuals.

The experiments were carried out in the Toro Game Reserve in Western Uganda, south of Lake Albert (see Fig. 2).

Results

The different experiments and their results are summarized in Table 1 (see also Fig. 2).

All except one of the kob involved were seen at least once after the translocation. The male of experiment No. 6 was found killed by lions the day after release on TG 14. In all cases it is possible that a male returned to his original area earlier than stated here, escaping observation at first.

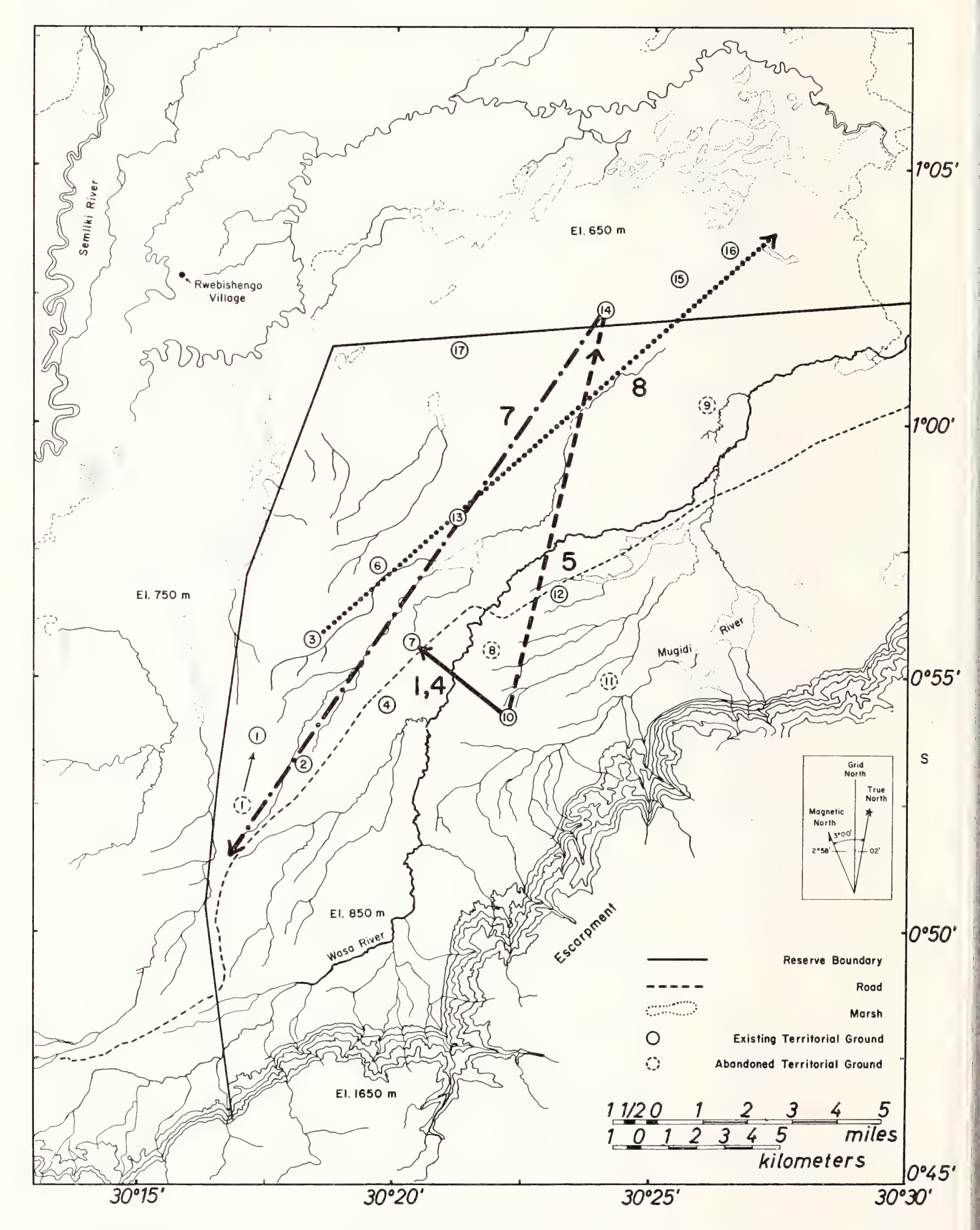


Fig. 2. Map of the Toro Game Reserve showing locations and distances involved in experiments Nos. 1, 4, 5, 7, 8

Translocation experiments

For details see text

Experiment No.	Date	Original TG	New TG	Distance (km)	Direction	Date back at original TG	No. days for return
1[1]	11 Oct 62	10	7	5	NW	(4 Jul 63)[2]	(>110)
2	6 Oct 63	14	3	16	NE	14 Oct 63	8
3	6 Oct 63	3	14	16	SW	13 Oct 63	7
4[1]	9 Oct 63	10	7	5	NW	4 Nov 63	26
5[1]	15 Oct 63	10	14	15	NNE	21 Oct 63	6
6	26 Nov 63	3	14	16	NE	—[2]	—
7	27 Nov 63	14	1	23	SSW	—	—
8	3 Dec 63	3	16	22	NE	8 Dec 63	5

[1] These experiments involved transport across the Wasa River. — [2] Killed by lions.

The first male, transported in October 1962, joined the male herd of TG 7 with which he was subsequently seen 26 times during 3½ months. After that he was never seen again. On 4 July 1963 his skull, recognizable by painted horns, was found on TG 10, on or near the territory which he had occupied at the time of capture. This indicated that he had: (1) returned to the original TG, (2) taken up a territory (which he had never done on TG 7), and (3) repossessed very probably the same territory he had held prior to the translocation.

The male of experiment No. 4 only stayed 3–4 weeks with the male herd of TG 7, before crossing the Wasa River and joining the bachelor herd of TG 10. The river is not likely to be a serious obstacle to the kob which have been reported to be good swimmers (Quotation in Bourlière and Verschuren 1960). However, in no case during the present study were kob known to have crossed the river entirely voluntarily.

Male No. 5 appeared on 18 October near our camp on the western bank of the Wasa River after traveling about 10 km in the direction of TG 10. On 21 October a hunter saw him with the male herd of TG 10 with which he was later found two more times until 23 February 1964. Male No. 7 was seen on 2 December 1963 ca. 1.5 km NE of TG 3 after moving 6.5 km from his point of release in the direction of TG 14. He was not observed with certainty after that, but a tagged male that was seen on 21 January and 26 February 1964 with the bachelor herd of TG 3 and could not be identified positively may have been this individual. If so, he would not have returned to his original TG during the three-month period between 27 November 1963 and 26 February 1964. — Male No. 8 was observed 18 times during 3 months after his return to TG 3 where he joined the male herd at first and later occupied a territory on TG 3 for 2 and 3 days on two separate occasions.

Discussion

In six of seven successful experiments the male involved returned to his original home TG. In no case was a translocated male observed holding a territory on a TG presumed to be foreign to him, whereas joining the bachelor herd occurred at least temporarily. The results of these experiments thus confirm the high degree of attachment of individual males to a given TG, which had been indicated by other observations.

No translocations of females were carried out, but on the basis of observations on 75 tagged females (Buechner, in press) it appears probable that similar results would

have been obtained. The attachment to a given area is most likely to develop in young animals during their first few months of life when they still accompany their mothers. It seems reasonable, therefore, to assume that the females with young, through their own restriction to a given area, provide the traditional basis for the subdivision of the kob population into units each associated with one TG.

Besides their importance for the study of the social organization of the kob, the results of the translocation experiments are of interest with regard to problems of orientation and homing ability. The observations on males No. 5 and 7 suggest that they used a fairly straight line for their return trip, which would require a reliable mechanism of orientation. However, the number of observations is too small to permit a final answer to this question.

A variety of birds have been tested for their homing ability (for reviews see Schüz 1952, Matthews 1955), while much less research has been done with mammals. Homing of rodents (references in Bovet 1965) and bats (e. g., Smith and Hale 1953, Mueller and Emlen 1957) has been studied most extensively. Egoscue (1956) reports a captive kit fox *(Vulpes macrotis)* returning to his original home site over 20 miles (32 km). During transplantation and restocking operations with wapiti *(Cervus canadensis)*, carried out by Game Departments in the United States, movements of transplanted animals over 80—110 km (in straight line) to original home areas have been reported (Anderson 1958). The experiments with the Uganda kob involved only distances of less than 25 km. A few cases of homing have been observed in European wild ungulates, e. g. the ibex *(Capra ibex;* Nievergelt 1966), and the roe-deer *(Capreolus capreolus;* Kurt, pers. comm.).

One important requirement for successful homing is the absence of effective geographic or ecological barriers in the experimental area. The Toro Game Reserve fulfills this requirement.

Explanations of the mechanisms of orientation involved in homing have rarely gone beyond speculation. Some workers suggest an innate ability for orientation largely independent of landmarks and other visual clues, a so-called "homing instinct". But Grzimek (1943) reports that five mares, blindfolded during translocation, were unable to find their way back from locations 5—15 km distant from the point of origin, suggesting that visual clues play an essential role in their orientation. The kob in the experiments described above did not have the opportunity of observing landmarks during their translocations; yet they returned to their home areas.

Other workers tried to explain the homing performances of some animals, particularly rodents, by assuming that the animals were familiar with an area considerably larger than their usual home range. While this might be true for certain rodents, it is unlikely to apply to the Uganda kob, in view of all the evidence pointing to a high degree of attachment to a restricted area. However, the possibility cannot be ruled out entirely as movements over areas larger than usual occurred during a period of drought in early 1964 (Leuthold, in press). Even if only exceptional, such movements could familiarize some animals with areas outside their usual home range.

One component of mammalian environments ordinarily remains out of reach of human research methods: olfactory stimuli. While orientation of the kob used in the translocation experiments may have been based partly on conspicuous landmarks such as escarpments or the high Ruwenzori Mountains, olfactory clues may have been more important. Scents characteristic of local combinations of soil type, vegetation, and animal populations, or moisture contents of the air at different distances from Lake Albert, may provide the kob with information on their location. But the actual mechanisms of orientation remain unknown.

Acknowledgements

The experiments described in this paper were part of a research program supported by the National Science Foundation with grants awarded to Dr. H. K. BUECHNER. I am indebted to the Uganda Game Departement for permission to work in the Toro Game Reserve. I am particularly grateful to Dr. H. K. BUECHNER, Pullman[1], who gave me the opportunity to participate in the research on the Uganda kob, and put the immobilization equipment and other facilities at my disposal.

Summary

Translocation experiments, involving distances of 5—23 km, were carried out with eight adult males of the Uganda kob *(Adenota kob thomasi)*. Five of them returned to their original home areas within periods ranging from 5 to 26 days, and one within 4 months. This indicates a strong attachment of individual males to a particular territorial breeding ground (arena or lek) and its vicinity, confirming the opinion expressed earlier that the kob population studied is subdivided into social units each associated with one arena.

Reports of homing in other mammals and the possible mechanisms of orientation are discussed, but not definite conclusions can be drawn.

Zusammenfassung

Zur Untersuchung des Heimfindevermögens der Uganda-Kob-Antilope *(Adenota kob thomasi)* wurden acht adulte Böcke über Strecken von 5—23 km verfrachtet. Fünf von ihnen kehrten innerhalb von 5—26 Tagen, ein weiterer innerhalb von 4 Monaten, in ihre Herkunftsgebiete zurück. Dies bedeutet, daß die Böcke stark an ein bestimmtes, relativ kleines Gebiet gebunden sind. Diese Befunde bestätigen frühere Beobachtungen, nach denen die untersuchte Kob-Population in Untereinheiten aufgeteilt ist, die je mit einer der für dieses Gebiet charakteristischen Arenen (Paarungsplätze) assoziiert sind.

An Hand der Versuchsergebnisse und von Literaturbeispielen über Verfrachtungsversuche mit anderen Säugetieren werden die am Heimfindevermögen beteiligten Orientierungsmechanismen diskutiert, ohne daß jedoch eindeutige Schlüsse gezogen werden können.

References

ANDERSON, C. C. (1958): The elk of Jackson Hole. Wyoming Game and Fish Commission, Cheyenne.

BOURLIÈRE, F., and VERSCHUREN, J. (1960): Introduction à l'écologie des ongulés du Parc National Albert. Institut des Parcs Nationaux du Congo Belge, Bruxelles.

BOVET, J. (1965): Ein Versuch, wilde Mäuse unter Ausschluß optischer, akustischer und osmischer Merkmale auf Himmelsrichtungen zu dressieren. Z. Tierpsychol. 22, 835—859.

BUECHNER, H. K. (1961): Territorial behavior in Uganda kob. Science 133, 698—699.

BUECHNER, H. K. (1963): Territoriality as a behavioral adaptation to environment in Uganda kob. Proc. XVI Intern. Congr. Zoology 3, 59—63.

BUECHNER, H. K. (in press): Territoriality in an African antelope. A population study of behavior, reproduction and ecology of the Uganda kob.

EGOSCUE, H. J. (1956): Preliminary studies of the kit fox in Utah. J. Mammal. 37, 351—357.

GRZIMEK, B. (1943): Weitere Vergleichsversuche mit Wolf und Hund. Z. Tierpsychol. 5, 59—73.

LEUTHOLD, W. (in press): Variations in territorial behavior of Uganda kob. Behaviour.

MATTHEWS, G. V. T. (1955): Bird navigation. Cambridge University Press.

MUELLER, H. C., and EMLEN Jr., J. T. (1957): Homing in bats. Science 126, 307—308.

NIEVERGELT, B. (1966): Der Alpensteinbock in seinem Lebensraum. "Animalia depicta". Bd. I, Parey, Hamburg, 1966.

SCHÜZ, E. (1952): Vom Vogelzug. Grundriß der Vogelzugkunde. Paul Schöps, Frankfurt a. Main.

SMITH, E., and HALE, K. (1953): A homing record in the bat *Myotis l. lucifugus.* J. Mammal. 34, 122.

Author's address: WALTER LEUTHOLD, Jr., Kinkelstraße 61, 8006 Zürich, Switzerland

[1] now Smithsonian Institution, Washington, D. C.

Zur Variabilität frühmittelalterlicher Geweihe des Rothirsches *Cervus elaphus* L.

Von Hans Reichstein

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre

Eingang des Ms. 4. 7. 1966

Einleitung

Dort, wo die Cimbrische Halbinsel durch die tief ins Land einschneidende subglaziale Schmelzwasserrinne der Schlei eine nur schmale Landbrücke zwischen der Nord- und Ostsee bildet, lag unweit des heutigen Schleswig einer der bedeutendsten wikingerzeitlichen Handelsplätze im nördlichen Mitteleuropa: Haithabu. Urkundlich belegt ist die Siedlung am Haddebyer Noor seit den Anfängen des 9. Jahrhunderts. Handel und Handwerk gaben ihr frühzeitig städtisches Gepräge, die Gunst der geographischen Lage verhalf zu raschem wirtschaftlichen Aufschwung. Denn mit der Ausweitung kaufmännischer Beziehungen im 10. Jahrhundert zwischen den Ländern Westeuropas und denen des Ostseeraumes wurde Haithabu — an der kürzesten Landverbindung zwischen Nord- und Ostsee gelegen — zu einem der bedeutendsten Umschlagplätze (Hafen) im internationalen Warenverkehr. Einen wesentlichen Anteil am schnellen Aufstieg dieser Ansiedlung hatte das Handwerk. Neben einer zu hoher Blüte gelangten Metallschmiedekunst spielte das geweihverarbeitende Gewerbe eine tragende Rolle; ihm oblag in erster Linie die Kammherstellung (Jankuhn 1949 u. 1964).

Überreste des für eine ganze Zunft wichtigen Rohstoffes „Geweih" sind nun bei neueren Grabungen in Haithabu (1963/64, Leitung Dr. Schietzel, Landesmuseum für Vor- und Frühgeschichte, Schleswig) in großen Mengen freigelegt worden. Eine Bearbeitung dieses Fundgutes erschien umso mehr geboten, als es sich hierbei um die bisher größte Geweihrest-Aufsammlung aus dem Mittelalter handelt, die jemals einer Untersuchung zugänglich gemacht werden konnte. Zwar hat schon Requate (1956) auf das Vorkommen bearbeiteter Geweihstangen in Haithabu hingewiesen, und auch Müller-Using (1953) weiß von entsprechenden Fragmenten aus Wollin zu berichten. Aber nur ihm haben Geweihreste in nennenswertem, wenn auch vergleichsweise geringem Umfange vorgelegen. Wir werden auf die Ergebnisse seiner Analyse weiter unten noch ausführlich einzugehen haben.

Im nachfolgenden soll der Versuch unternommen werden, auf der Grundlage metrischer Untersuchungen an den Geweihfragmenten zu mehr konkreten Vorstellungen über die Größenverhältnisse damaliger Rothirsche zu gelangen und damit auch zu weiterreichenden Einblicken in Fragestellungen tiergeographischer Natur. Wir erhalten auf diesem Wege gleichzeitig eine der Voraussetzungen, die Diskussion um ein Problem erneut zu beleben, das aus kulturhistorischer Sicht von Interesse ist: das Problem nämlich der Herkunft der in Haithabu verarbeiteten Geweihe. Es liegen hierüber bislang gesicherte Vorstellungen nicht vor; Angaben wie „wahrscheinlich auch von weiterher zu den Verarbeitungszentren importiert" (Requate, 1956) bedürfen eingehender Überprüfung. Wir werden hierauf noch zurückzukommen haben.

Material und Methodik

Bei den Haithabu-Ausgrabungen jüngsten Datums (über frühere ist bereits ausführlich berichtet worden, HERRE u. a. 1960, REQUATE 1956) wurden neben einer Unzahl von Knochenresten, die vorwiegend Haussäugetieren angehören und z. Z. in unserem Institut von Fräulein TIESSEN eine umfassende Bearbeitung erfahren, nach Tausenden zählende Geweihfragmente freigelegt. Ihre Bestimmung ergab, daß hier ausschließlich Reste von Rothirschgeweihen vorliegen. Nur eine gut erhaltene Stange eines Rehgehörns wurde gefunden; das bedeutet den Erstnachweis von *Capreolus capreolus* für Haithabu. Denn in der von REQUATE (1956) vorgelegten Liste Haithabuer Wildsäuger ist diese Art nicht enthalten.

Bei den Geweihresten von *Cervus elaphus* handelt es sich um folgende Teile: 1. um die ein- bis viele Zentimeter langen Enden verschiedener Geweihsprossen, 2. um Kronenfragmente (Hand- und Becherkronen erkennbar) und 3. um die basalen Stücke der Stangen, die sogenannten Rosen. Alle Teile zeigen insofern Spuren einer Bearbeitung, als sie fast ausnahmslos abgesägt sind. An den basalen Stücken sind in der Regel zwei Sägeschnitte erkennbar: mit einem wurde der Augsproß von der Stange getrennt, mit dem anderen die Stange von ihrer Basis. Mittlere Partien der Geweihstangen treten selten auf, nur an ihnen hatte man aus verständlichen Gründen Interesse, denn allein sie lieferten den geeigneten Rohstoff für die Kammherstellung. Die anderen uns heute vorliegenden Geweihreste wurden dagegen verworfen. Ihre Zahl beläuft sich bei den Enden auf viele Tausend, bei den Kronenfragmenten auf 261 und bei den Rosen auf insgesamt 3390.

Im Verlaufe der weiteren Ausführungen werden wir uns ausschließlich mit den basalen Geweihstücken zu beschäftigen haben, da nur sie einer metrischen Analyse zugänglich sind. Die anderen erwähnten Stücke können unter zoologischen Aspekten kaum ausgewertet werden. An den Rosen wurden folgende Maße genommen (in mm angegeben): 1. Umfang der Rose, 2. Umfang der Stange unmittelbar über der Rose, 3. größter und 4. kleinster Durchmesser der Rose. Die Umfänge wurden mit Hilfe eines Bandmaßes ermittelt, die Durchmesser mit der Schublehre bestimmt. Vorgelegt werden von den Meßergebnissen Mittelwerte, Variationsbreiten und Streuungsmaße. Abweichungen der Mittelwerte voneinander werden mittels t-Test auf Signifikanz geprüft, Abweichungen der Häufigkeitsziffern mittels x^2-Test. Weitere Einzelheiten dazu sind den statistischen Lehrbüchern zu entnehmen (z. B. WEBER 1957).

Ergebnisse

Von den 3390 basalen Geweihstücken (Rosen) war der überwiegende Teil so gut erhalten, daß bei rund 83 % eine Bestimmung sowohl nach der Seitenzugehörigkeit, als auch danach vorgenommen werden konnte, ob es sich um Reste einer Abwurfstange oder um solche schädelechter Stangen handelt. Die Ergebnisse sind in Tab. 1 zusammengefaßt. Hieraus ist zunächst einmal ersichtlich, daß die rechten Stangenfragmente die linken zahlenmäßig geringfügig übertreffen: Ihr Anteil beläuft sich auf 52,6 %. Eine Prüfung, ob diese Abweichung vom zu erwartenden 1:1-Verhältnis zufälliger Natur ist oder nicht, hat gezeigt, daß hier signifikante Differenzen gegeben sind (bei P = 0.01). Im übrigen hat schon MÜLLER-USING (1953) bei einer ähnlichen Analyse frühmittelalterlicher Geweihe auf ein nicht ausgewogenes Verhältnis zwischen rechter und linker Seite hingewiesen. Welche Ursachen diesem zum Überwiegen rechtsseitiger Geweihfragmente zugrunde liegen, soll hier nicht weiter geprüft werden, da es für die Klärung unserer Fragestellung nach der Geweihherkunft ohne Belang ist.

Einige Bedeutung hat dagegen das Zahlenverhältnis, in dem die schädelechten und

Tabelle 1

Zahlenmäßige Verteilung der Rosen nach Seitenzugehörigkeit und Abwurf-/schädelechte Stangen

	Abwurfstangen	schädelechte Stangen	Summe
rechts	1 175	297	1 472
links	1 060	265	1 325
Summe	2 235	562	2 797

die Abwurfstangen zueinander stehen. Wie aus Tab. 1 ersichtlich ist, machen die schädelechten Geweihreste – die zweifellos von auf der Jagd erlegten Hirschen stammen – ein Fünftel der bestimmbaren Rosen aus (20,1 % von 2797). Dieser Anteil ist insofern sehr hoch, als ja die Jagd auf Rothirsche zum Zwecke des Fleischerwerbs in der näheren Umgebung Haithabus ganz sicher *keine* Rolle gespielt hat; denn unter den nach Zehntausenden zählenden Resten von Säugetierknochen, die 1963/1964 freigelegt wurden, befand sich nur ein *einziges* Fragment (Femur), das einem Stück Rotwild zugehört (Fräulein Tiessen, mündl. Mitt.). Auch sonst wurde im Bereich dieser städtischen Siedlung wenig gejagt, worauf alle Angaben über die Wildtieranteile in Haithabu hinweisen (Requate 1956, Herre u. a. 1960).

Diese ungleiche Verteilung im Fundmaterial von schädelechten Geweihen auf der einen und sonstigen Hirschknochen auf der anderen Seite läßt sich mühelos so deuten, daß zwar die „Gebrauchswert" (Müller-Using) besitzenden Geweihstangen des erlegten Rotwildes zum Zwecke des Tausches oder Verkaufes (?) nach Haithabu gebracht wurden, nicht dagegen die erbeuteten Tiere selbst, für deren Verzehr die Jäger und andere ländliche Bevölkerungsschichten selbst sorgten.

Wohl unter dem Eindruck der in großen Mengen vorliegenden Geweihreste (und vielleicht auch unter dem Eindruck des im 10. Jahrhundert sich ständig ausweitenden Handelsverkehrs) hat sich nun eine Auffassung herausgebildet, nach der die als Rohmaterial für die Kammindustrie bestimmten Geweihstangen kaum alle aus der näheren Umgebung Haithabus stammen können, sondern auch von weither regelrecht eingeführt worden sind. Requate (1956, 1964) steht mit dieser Ansicht nicht allein, Jankuhn (1949, 1964) hat ähnliche Gedankengänge geäußert. Man könnte geneigt sein, ihnen zu folgen, wenn es Anzeichen gäbe, die einer solchen Auffassung Gewicht verliehen. Das ist jedoch nicht der Fall. Ganz zweifellos ist hier zunächst einmal übersehen worden, daß die in Unmengen vorliegenden Geweihfragmente ja nicht das Ergebnis einer kurzen Sammelaktion sind (und dann allerdings von überall und weither eingeführt worden sein müßten), sondern im Verlaufe eines langen Zeitraumes zusammengetragen wurden. Dieser Zeitraum kann sich auf 50, 100 und mehr Jahre belaufen haben, maximal etwa die Spanne zwischen der Mitte des 9. Jahrhunderts und der Einäscherung Haithabus im Jahre 1066 umfassen. Genaue Angaben hierzu lassen sich vorläufig nicht machen. Ferner ist zu bedenken, daß im frühmittelalterlichen Schleswig-Holstein eine der Voraussetzungen erfüllt war, die ein starkes Rotwildauftreten in diesem Gebiete ermöglichte: der für das Rotwild unerläßliche Lebensraum „Wald" hat weite Teile des Landes bedeckt. Daß diese Bedingungen, die natürlich nicht notwendigerweise und nicht immer einen hohen Wildbestand implizieren, noch um das 10. Jahrhundert vorlagen, daran lassen zahlreiche zeitgenössische und spätere Berichte keinen Zweifel. Geben wir dazu Oldekop (1910) das Wort:

„In alter Zeit war die Cimbrische Halbinsel ein dicht bewaldetes Land. Der Domherr Adam v. Bremen, welchem wir in seiner Descriptio insularum aquilonis (1072) die älteste Beschreibung der nordischen Länder verdanken, sagt, daß um die Mitte des 11. Jahrhunderts das südliche Jütland (Schleswig) waldreicher gewesen sei als Deutschland. Danckwert (1952) bestätigt dieses ... auch sei im Westen viel Holz gewesen ... Andere Waldungen sollen ... westlich von Flensburg gelegen haben, worauf die Namen Ellund, Kracklund, Jardelund, Böxlund (Lund = Wald) hindeuten." Und

weiter unten heißt es dann: „Die ausgedehnten Eichenkrattbüsche auf dem Mittelrücken (gemeint ist der Geestrücken, Verf.) sind Überbleibsel einstmaliger ausgedehnter Eichenwaldungen, wie die Endungen vieler schleswigscher Ortsnamen auf schor, with, lund erkennen lassen. Im südöstlichen Teil von Schleswig lag der Dänische Wohld, welcher sich von der Eider bis zur Schlei erstreckte ... und bis zur Stadt Schleswig reichte. Dänisch heißt dieser Wald zum Unterschied von dem südlich der Eider gelegenen Holsteinischen Walde ... welcher sich von der Eider bis zur Trave ausdehnte. Das Land Oldenburg soll in der ersten Hälfte des 12. Jahrhunderts ein einziger Wald gewesen sein."

Soweit also die Angaben von OLDEKOP, die uns eine Vorstellung vom Ausmaß der Bewaldung Schleswig-Holsteins in früheren Jahrhunderten vermitteln. Heute werden nur noch 8% der Landesfläche von Wald bedeckt (KÖHLER, 1958) und entsprechend niedrig liegen auch die Rotwildbestände. Daß in früheren Jahrhunderten der Rothirsch in zahlenmäßig ganz anderer Stärke auftrat, davon legen viele Berichte aus damaliger Zeit ein beredtes Zeugnis ab. So ist z. B. in Akten aus dem Jahre 1589 nachzulesen (n. JESSEN, 1958), daß „Herzog Adolf im Jahre 1579 gegen 80 Hirsche an einem einzigen Tage zur Strecke gebracht" hat. An anderer Stelle heißt es: „Der jagdlich stark versierte Fürst (Herzog Friedrich III.) hat dort (auf dem Gut Satrupholm) an einem Tage 40 Hirsche erlegt." Und in einer Denkschrift an den Herzog Johann Adolf zu Gottorf ist vermerkt: „ ... in einem Jahre werden oft 200 bis 300 Stück geschlagen ... " Daß in noch weiter zurückliegenden Zeiten, also im frühen Mittelalter, die Rothirschbestandsdichte in Schleswig-Holstein ähnliche Ausmaße hatte, wird kaum jemand bezweifeln wollen.

Bevor wir nun auf Einzelheiten der Maßanalyse und damit auf die Größenverhältnisse bei den frühmittelalterlichen Geweihen zu sprechen kommen, erscheint es angezeigt, eine kurze Darstellung der Größenverteilung rezenter europäischer Rothirsche zu geben. Diese Angaben sollen nicht einem unmittelbaren Vergleiche mit dem Haithabu-Material dienen, da sich ein solcher aus einer Reihe gewichtiger Gründe verbietet: zunächst einmal wird man den Hinweis von SZUNYOGHY (1963) nicht unbeachtet lassen können, daß die unter planmäßigem Eingreifen des Menschen enstandenen Mischpopulationen der heutigen Zeit den natürlichen Populationen früherer Jahrhunderte nicht vergleichbar sind, und ferner ist darauf zu verweisen, daß es sich bei den uns vorliegenden Serien mittelalterlicher und rezenter Geweihstangen um völlig ungleichwertige handelt, da die rezenten, einer metrischen Analyse zugänglichen Geweihe von Spitzenhirschen stammen, also streng größenselektioniert sind, die aus Haithabu dagegen „nur" der Kammherstellung dienten, also nicht oder in nur geringem Ausmaße einer Größenauswahl unterlagen.

Der Zweck folgender kurzer Darstellung der Größenverhältnisse bei rezenten europäischen Rothirschen besteht darin, auf die geographisch bedingten, klinhaft verlaufenden Größenschwankungen hinzuweisen, da solche Befunde für die Bewertung mittelalterlichen Materials von Nutzen sein können. Als Maß für die Größe dient die Geweihstärke (Rosenumfang) und das Körpergewicht aufgebrochener Hirsche.

Für die Rosenumfänge prämiierter Rothirschgeweihe berechnen sich nach den in „Jagd und Hege in aller Welt" (1955) niedergelegten Originaldaten für folgende Länder die nachstehenden Durchschnittswerte: Jugoslawien 263,8 mm (n = 180), Ungarn 256,3 mm (n = 38), Österreich 243,5 mm (n = 50), Deutschland (in den Grenzen von 1946) 238,4 mm (n = 248) und die Benelux-Länder 230,6 mm (n = 52). Die dem Umfange nach mächtigsten Geweihe kommen also in Südosteuropa vor, die schwächsten an der Westgrenze des mitteleuropäischen Verbreitungsgebietes. Das wird auch deutlich durch zwei weitere Angaben, die ungarisches Rotwild betreffen: nach SZUNYOGHY (1963) beträgt der Rosenumfang prämiierter Hirsche im Landes-Durchschnitt 269,9 mm; nach Aufzeichnungen von SZEDERJEI u. SARTORIUS (1960) errechnet

Tabelle 2

Variationsbreiten und Mittelwerte der Rosenumfänge prämiierter deutscher Rothirschgeweihe

(berechnet nach Originaldaten aus „Jagd und Hege in aller Welt“ 1955)

Land	n	Extremw.	M	±	m
Ostpreußen Kurland	64	212—322	253,0	±	2,65
Pommern	56	218—280	240,5	±	6,23
Mecklenburg Brandenburg	28	212—294	250,6	±	3,48
Schleswig-Holstein Niedersachsen	34	220—276	235,1	±	10,89
Hessen	48	208—272	235,5	±	2,13
Rheinland-Pfalz	56	204—260	232,5	±	1,87

sich für 55 ungarische Goldmedaillen-Hirsche ein Mittel von 282,3 mm Rosenumfang bei einem Maximum von 338 mm!

Dieses ost-westwärts gerichtete Größengefälle offenbart sich auch bei Berücksichtigung lediglich deutscher Rothirsche. Wie aus Tab. 2 ersichtlich ist, nehmen die Geweihstärken innerhalb Deutschlands (in den Grenzen von 1937) von Nordosten nach dem Westen hin ab: die stärksten prämiierten Stangen stammen aus Ostpreußen (sie kommen denen aus SO-Europa nahe!), die schwächsten dagegen aus den westlichen und südlichen Provinzen. Für die Körpergewichte aufgebrochener Rothirsche[1] gilt entsprechendes. Werden die Angaben von Bieger (1931) nach fallenden Werten geordnet, so erhalten wir die Reihenfolge Ostpreußen (149,8 kg), Pommern (125,2 kg), Mecklenburg (120,6 kg), Schlesien (118,2 kg), Freistaat Sachsen (115,3 kg), Brandenburg (113,4 kg), Rheinland (111,4 kg), Bayern (104,8 kg) und Westfalen (100,6 kg).

Wir sind der Auffassung, daß dieses an den prämiierten Trophäen zum Ausdruck kommende Größengefälle die tatsächlichen Größenverhältnisse objektiv widerspiegelt, also nicht etwa eine Folge unterschiedlicher Hegemaßnahmen ist. Schließlich wurde und wird zumindest in Deutschland nach gleichen Grundsätzen Rotwildhege betrieben. Man findet also z. B. unter den Stangen aus Westdeutschland keine Stücke mit Rosenumfängen über 280 mm, nicht, weil dort die starken Hirsche geschont würden, sondern weil es sie dort eben nicht oder doch in nur geringer Anzahl gibt.[2] Schon Beninde (1937) hat konstatiert, daß innerhalb des europäischen Verbreitungsgebietes „ganz zweifellos eine Richtung der Gewichtszunahme festzustellen ist, die zwar durch mancherlei . . . Faktoren modifiziert wird, in ihrer Tendenz aber unverkennbar ist: sie geht von Westen nach Osten“.

[1] Es handelt sich um sog. jagdbare Hirsche. Dieser Begriff aus der Waidmannssprache besagt, daß starke, ausgewachsene Stücke vorliegen.

[2] Daß die in Tab. 2 aufgezeichneten Höchstwerte nicht die wirkliche obere Grenze für Rosenumfänge in den jeweiligen Ländern darstellen, versteht sich von selbst. Erstens ist der Materialumfang zu gering und zweitens werden ja nicht alle Hirsche auf dem Höhepunkt ihrer Geweihentwicklung geschossen. So sind Abweichungen nach oben hin nicht nur nicht auszuschließen, sondern sogar zu erwarten. Tatsächlich verdanke ich den freundlichen Bemühungen von Dr. Meunier einen Wert für den Rosenumfang eines schleswig-holsteinischen Hirsches, der weit über dem in Tab. 2 aufgeführten Maximalwert (276 mm) liegt: 311 mm, Herkunft Forstamt Barlohe, Kreis Rendsburg. Im übrigen bin ich Herrn Dr. Meunier auch hinsichtlich Literaturbereitstellung zu Dank verbunden. Zu danken habe ich auch Herrn stud. rer. nat. Weissenbach für Hilfe beim Sortieren und Vermessen der Geweihfragmente.

Mit diesen wenigen Hinweisen auf das Größengefälle bei rezenten mitteleuropäischen Rothirschen mag es sein Bewenden haben, und wir können uns jetzt dem Haithabu-Material zuwenden.

Von den 3390 vorliegenden basalen Geweihstücken waren 857 so gut erhalten, daß eine Maßanalyse durchgeführt werden konnte. Gemessen wurden der Rosenumfang, der Stangenumfang über der Rose, der größte und der kleinste Rosendurchmesser. Die Ergebnisse sind summarisch in Tab. 3 zusammengestellt. Wie eine Prüfung ergab, vermögen alle Maße als Index für Geweihstärke das gleiche zu leisten, und so können wir uns im folgenden auf eines beschränken. Die Wahl fällt auf den Rosenumfang, da hierzu aus dem Schrifttum die besten Vergleichsdaten vorliegen.

Tabelle 3

Mittelwerte und Variationsbreiten von vier Geweihmaßen (nach Seitenzugehörigkeit und Abwurf-/schädelechte Stangen getrennt) in mm

Material: Haithabu

		Rosenumfang			Umfang ü. d. Rose		
		n	Extrwt.	M	n	Extrwt.	M
Abwurf-stangen	rechts	387	120—299	215,9	383	100—259	182,0
	links	351	120—289	211,0	340	100—269	180,0
Schädelechte Stangen	rechts	65	120—299	213,3	64	110—249	181,5
	links	53	130—269	215,5	51	100—269	181,6
		größter Rosendurchmesser			kleinster Rosendurchmesser		
		n	Extrwt.	M	n	Extrwt.	M
Abwurf-stangen	rechts	388	40—99	72,1	386	30—94	64,6
	links	349	40—99	70,8	349	35—94	62,8
Schädelechte Stangen	rechts	64	40—99	71,5	62	35—89	64,5
	links	53	45—94	72,4	53	30—94	64,4

Um die Frage nach der Geweihherkunft einer befriedigenden Lösung näher zu bringen, ist es notwendig, das Material einfachen variationsstatistischen Analysen zu unterziehen. Mit ihrer Hilfe lassen sich schlüssige Beweise für die Richtigkeit dieser oder jener Auffassung zwar nicht erbringen; es stellen die Ergebnisse nur Indizien dar; immerhin erlauben sie, der einen oder anderen Vorstellung von der Materialherkunft ein hohes Maß an Wahrscheinlichkeit einzuräumen.

Die mühelose Gliederung der Rosen nach Seitenzugehörigkeit gestattet es, zunächst einmal zu prüfen, ob seitenbedingte Stärkenunterschiede vorhanden sind oder nicht. Für das so aufgeschlüsselte Material erhalten wir folgende Werte: Umfang der rechten Rosen im Mittel 215,0 ± 1,12 mm (n = 453), Umfang der linken 213,0 ± 1,36 mm (n = 404). Das Ergebnis weist die rechten Stangen als geringfügig stärker aus, die Differenz ist jedoch minimal und hält einer Signifikanzprüfung nicht stand. Dieser guten Übereinstimmung in den Mittelwerten entspricht eine ebensolche in der Häufigkeitsverteilungen, wie aus der graphischen Darstellung der Abb. 1 ersichtlich ist.

Es wurde weiter oben bereits dargelegt, daß ein verhältnismäßig großer Teil der Geweihrosen von schädelechten Stangen stammt, von Tieren also, die zweifellos auf der Jagd erbeutet wurden. Ihr Anteil beläuft sich im Gesamtmaterial (n = 3.390) auf rund 20 %. Werden nun die Häufigkeitsverteilungen für beide Serien getrennt dargestellt, so erhalten wir folgendes Bild (Abb. 2): von geringen Abweichungen abgesehen unterscheiden sich die schädelechten Geweihe in ihrer größenmäßigen Zusammensetzung von

den Abwurfstangen nicht. Wir können also die Geweihstärken praktisch als identisch ansehen. Das bekunden auch die Mittelwerte, zwischen denen eine Differenz von nur 0,8 mm besteht: für die Abwurfstangen errechnet sich ein Durchschnitt von 213,5 ± 1,00 mm Rosenumfang (n = 739), für die schädelechten ein solcher von 214,3 ± 3,47 mm (n = 118). Die Werte sind nicht signifikant voneinander verschieden (P = 0,01), der Unterschied hat also nur Zufallscharakter.

Dieses Ergebnis einer ersten Materialanalyse halten wir für geeignet, die Erörterungen über die Materialherkunft auf eine mehr konkrete Basis zu stellen. Erinnert sei an dieser Stelle zunächst noch einmal an die wiederholt vertretene Auffassung, wonach zumindest für einen Großteil der Abwurfstangen ein Import von „weiterher" angenommen wird (REQUATE). Dabei sind die Ausfuhrgebiete wohl im östlichen und nordöstlichen Mitteleuropa vermutet worden, denn Skandinavien ist – wenigstens gegenwärtig – rotwildarm, in Finnland und dem östlichen Europa fehlt der Rothirsch

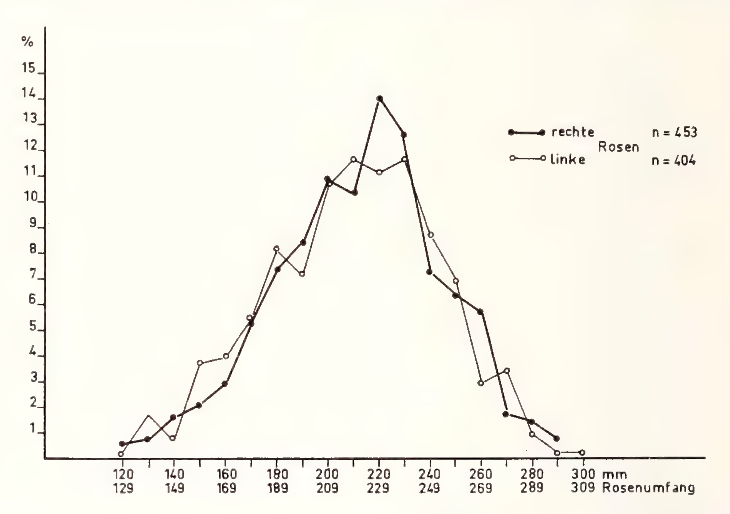


Abb. 1. Häufigkeitsverteilung und Variationsbreite der Rosenumfänge rechter und linker Geweihstangen, Material: Haithabu 1963/64

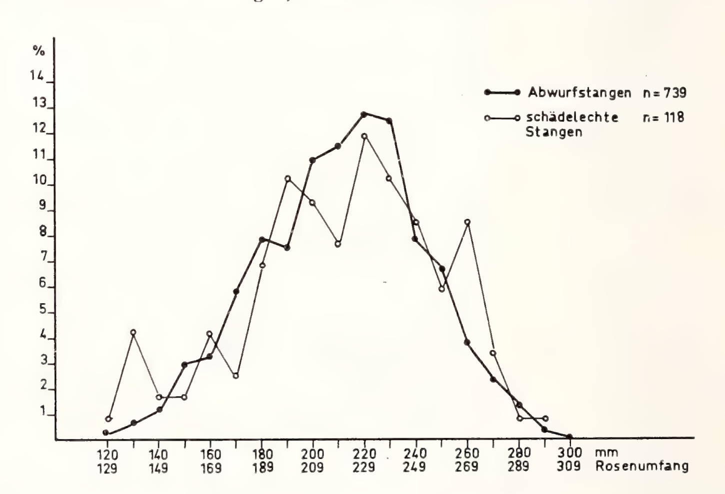


Abb. 2. Häufigkeitsverteilung und Variationsbreite der Rosenumfänge von schädelechten und Abwurfstangen, Material: Grabung Haithabu 1963/64

fast völlig. Das in Haithabu freigelegte Material wäre demnach verschiedenen geographischen Ursprungs, wobei die schädelechten Geweihe (also die von erjagtem Wild) aus Schleswig- Holstein zu stammen hätten, die Herkunft der Abwurfstangen dagegen weiter im Osten zu suchen sei. Dieser Auffassung kann nun insofern nicht unwidersprochen bleiben, als die Ergebnisse der Maßanalyse *gegen* eine unterschiedliche geographische Herkunft von schädelechten und Abwurfstangen sprechen oder sie doch zumindest in hohem Maße unwahrscheinlich erscheinen lassen. Denn bei dem bekannten und weiter oben erörterten ostwestwärts gerichteten Größengefälle hätte sich im Falle mehr östlicher Herkunft der Abwurfstangen eine merkliche Verschiebung ihrer Verteilungskurve (Abb. 2) nach den oberen Bereichen hin abzeichnen müssen. Das ist jedoch nicht der Fall; vielmehr sind Abwurfstangen und schädelechte gleich stark, und so kann mit aller gebotenen Zurückhaltung das in Haithabu freigelegte Material als eines räumlichen Ursprungs – in allerdings weiter gezogenem geographischen Bereiche – erachtet werden. Die Frage nach der Herkunft ist damit natürlich noch nicht beantwortet. Immerhin ist zunächst einmal die Annahme berechtigt, daß die Haithabuer Rothirsche aus der näheren und weiteren Umgebung dieses Handelsplatzes, allgemeiner gesprochen, von der Cimbrischen Halbinsel stammen. Man wird an dieser Auffassung solange festhalten dürfen, wie sich Gründe für eine gegenteilige nicht erbringen lassen.

Dank der Veröffentlichungen von Müller-Using (1953) über die Geweihreste einer wikingerzeitlichen Siedlung auf der Insel Wollin (pommersche Küste) sind uns nun Daten zugänglich gemacht worden, die es erlauben, die Untersuchungen über Geweihstärken frühmittelalterlicher Rothirsche auf eine vergleichbare Grundlage zu stellen. Wir halten uns umso mehr zu einer Gegenüberstellung Haithabu : Wollin berechtigt, als es sich bei den Geweihfragmenten beider Orte um tatsächlich vergleichbares Material handelt: 1. stammen die Geweihreste beider Siedlungen aus dem 9. bis 11. Jahrhundert, 2. gehören die Fundplätze Siedlungsformen an, denen Handel und Handwerk frühzeitig städtisches Gepräge verliehen haben, 3. dienten die Rothirschgeweihe sowohl in Haithabu als auch in Wollin vornehmlich der Kammherstellung und 4. schließlich dürfen wir annehmen, daß die Geweihaufsammlung (und -auslese, falls überhaupt eine stattgefunden hat) unter gleichen Bedingungen und Gesichtspunkten durchgeführt worden ist.

Werfen wir zunächst noch einmal einen Blick auf die Größenverhältnisse bei den Haithabu-Geweihstangen. Wird das gesamte meßbare Material — also Abwurf- und schädelechte Stangen — in einer Darstellung zusammengefaßt (und die Ergebnisse der bisherigen Analyse berechtigen uns dazu), so erhalten wir bei einer Variationsbreite von 120 bis 300 mm einen durchschnittlichen Rosenumfang von 213,6 ± 0,99 mm (n = 857). Die Häufigkeitsverteilung ist aus Abb. 3 ersichtlich. Werden die von Müller-Using (1953) mitgeteilten Daten für die pommerschen Rothirsche in entsprechender Form in die Darstellung der Abb. 3 eingetragen, so erhalten wir folgendes bemerkenswerte Bild: die Wolliner Geweihstangen sind in ihrer Gesamtheit wesentlich stärker als die der schleswig-holsteinischen Wikingersiedlung. Zwar liegt das Maximum (mit 292 mm) nicht über dem von Haithabu (300 mm), die Abweichungen in den unteren und mittleren Größenbereichen sind indessen so erheblich, daß zufälliges Zustandekommen auszuschließen ist. Das bekunden auch die Mittelwerte, die selbst bei einem P-Wert von 0,001 noch signifikant voneinander verschieden sind (t = 4,42): einem mittleren Rosenumfang von 213,6 ± 0,99 mm bei Haithabuer Stangen steht ein solcher von 226,7 ± 3,29 mm (n = 118) bei dem pommerschen Material gegenüber!

Angesichts dieser klaren Größendifferenz, die zwischen den Geweihstangen aus den mittelalterlichen Siedlungen Wollin und Haithabu bestehen, erlangen Angaben Aktualität, die weiter oben in Verbindung mit der Größenverteilung rezenter europäischer Rothirsche gemacht wurden: es handelt sich um das Phänomen der klinhaft von Ost nach West verlaufenden Körpergrößenverringerung, von der auch die Ge-

weihe erfaßt werden. Als Beispiel für diesen Trend sei noch einmal auf die Daten der Tab. 2 verwiesen, aus denen ersichtlich ist, daß innerhalb des Norddeutschen Tieflandes (von Ostpreußen im Osten bis Schleswig-Holstein im Westen) eine ostwestwärts gerichtete Stärkenreduktion der Geweihstangen statthat. An dieser Stelle nun drängt sich von selbst der Gedanke auf, daß das zwischen Wollin und Haithabu bestehende Größengefälle ein beredtes Zeugnis dafür ist, daß auch die frühmittelalterlichen Rothirsche geographisch ausgerichteten Größenschwankungen unterworfen waren. Die Rothirsche Pommerns waren eben auch schon um das Jahr 1000 größer als die der weiter westlich gelegenen Länder! Oder anders formuliert: die Populationen Schleswig-Holsteins blieben schon damals in der Größe hinter den pommerschen zurück! Einer solchen Interpretation der Größenverschiedenheit wird man einen hohen

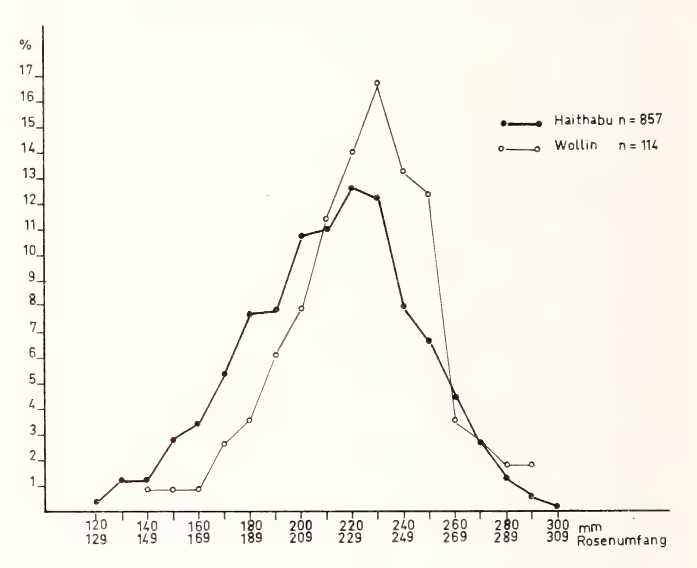


Abb. 3. Häufigkeitsverteilung und Variationsbreite zweier frühmittelalterlicher Geweihauf-Sammlungen. Material: Haithabu, Grabung 1963/64 und Wollin, Grabung 1935 (Wollin n. Angaben von Müller-Using 1953)

Grad an Wahrscheinlichkeit nicht absprechen können. Damit dürfen wir die Frage nach der Herkunft der in Haithabu verarbeiteten Geweihe in dem Sinne als gelöst ansehen, daß ein Import wohl auszuschließen ist. Die Stangen stammen mit an Sicherheit grenzender Wahrscheinlichkeit von Rothirschen der Cimbrischen Halbinsel.

Im Anschluß an diese Ausführungen seien ein paar Bemerkungen erlaubt, die sich auf widersprüchliche Angaben über die Körpergröße neolithischer Rothirsche und ihre Verringerung in den nachfolgenden Epochen beziehen. Seit Rütimeyer (1862) ist wiederholt die Auffassung vertreten worden, daß „die Hirsche Mitteleuropas während des Neolithikums bedeutende Größe erlangten" (Boessneck 1958), in den nachfolgenden Zeiten — zumindest aber seit dem ausgehenden Mittelalter — dann ständig kleiner wurden und in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts schließlich einen Tiefstand erreichten (Beninde 1937). Diese Ansicht ist nicht unwidersprochen geblieben (z. B. Bökönyi 1955), in jüngster Zeit vor allem durch Szunyoghy (1963), der sich dazu wie folgt äußert: „Auf Grund meines Untersuchungsmaterials kann ich mich der vielfach behaupteten Annahme nicht anschließen, wonach die Körpergröße des Rotwildes nach dem Neolithikum bis zur Mitte des XIX. Jahrhunderts ständig abgenommen hätte. Die Maße der Skelettelemente scheinen weder bei dem aus dem letzten Inter-

glazial noch bei dem aus dem Kupfer- bzw. Bronzezeitalter stammenden Rotwild kräftiger gebaut zu sein, als beim Rotwild der IX. bis XVII. Jahrhunderte, oder wie bei dem rezenten Rotwild."

Wir sind geneigt, auf Grund der an den wikingerzeitlichen Geweihstangen durchgeführten Messungen Szunyoghy insoweit zuzustimmen, als sich eine Größenverminderung — gemessen an der Geweihstärke — vom Neolithikum bis zum Mittelalter nicht nachweisen läßt. Als Größenkriterium mögen die Rosenumfänge dienen; aus dem Schrifttum liegen dazu folgende Daten vor bzw. konnten berechnet werden (Mittel- u. Maximalwerte): Neolithikum Schweiz, M = 201 mm, Max = 270 mm, n = 37 (Boessneck u. a. 1963); Neolithikum Böhmen, M = 215 mm, Max = 265 mm, n = 23 (Dierich 1910); Neolithikum-Bronzezeit Schweiz, M = 189 mm, Max = 260 mm, n = 25 (Kuhn 1935); Frühmittelalter Ginkau, Max = 285 mm, n = 3 Requate 1956); Frühmittelalter Potsdam, M = 202 mm, Max = 262 mm, n = 7 (Enderlein 1930); Frühmittelalter Wollin, M = 227 mm, Max = 292 mm, n = 114 (Müller-Using 1953) und schließlich Haithabu mit M = 214 mm, Max = 300 mm, n = 857.

Angesichts des sehr unterschiedlichen Materialumfanges der einzelnen Serien und der voneinander abweichenden Fundumstände kommt solchen vergleichenden Darstellungen natürlich nur eine begrenzte Aussagekraft zu. Immerhin sollte deutlich werden, daß eine Tendenz zum Kleinerwerden der Rothirsche (gemessen an der Geweihstärke) vom Neolithikum zum Mittelalter hin nicht feststellbar ist. Ob in der darauffolgenden Epoche schließlich eine Größenreduktion stattgefunden hat, muß im Hinblick auf die Hinweise von Bökönyi und Szunyoghy in Zweifel gestellt werden; zumindest ist solchen Angaben keine allgemein gültige Bedeutung mehr beizumessen. Körpergrößenverringerung ist möglich als Folge verstärkter Jagd auf besonders starke Hirsche (Trophäencharakter der Geweihe) bei gleichzeitiger Einengung des Lebensraumes der Art durch fortschreitende Entwaldung des Landes.

Im übrigen beruhen die oft widersprüchlichen Angaben über die Körpergrößenverminderung der europäischen Rothirsche im Verlaufe ihrer erdgeschichtlichen Entwicklung ganz zweifellos darauf, daß neolithische Formen und mittelalterliche mit rezenten ganz *unterschiedlicher* Herkunft verglichen worden sind. Und das muß bei dem bekannten und weiter oben noch einmal dargestellten geographisch ausgerichteten Größengefälle rezenter Populationen notwendigerweise zu gegensätzlichen Ergebnissen führen! Die europäischen Hirsche der Gegenwart sind eben unterschiedlich groß, man kann im Falle eines Vergleichs mit frühgeschichtlichen nicht *die* rezenten heranziehen, sondern muß zu differenzieren wissen. Auf Zusammenhänge dieser Art haben unlängst auch Boessneck u. a. (1963) hingewiesen.

Es wird hier ferner zu bedenken gegeben, daß wohl schon im Mittelalter die Rothirsche in Europa nicht von einheitlicher Größe waren; die Ergebnisse der Gegenüberstellung Haithabu—Wollin deuten darauf hin. Und schließlich ist nicht auszuschließen, daß selbst die frühgeschichtlichen Formen geographisch bedingten Größenveränderungen unterlagen; wir haben dafür zwar keine Beweise, die oben angeführten Mittelwerte für die Rosenumfange neolithischer Hirsche aus der Schweiz und Böhmen könnten indessen als ein Fingerzeig nach dieser Richtung hin aufgefaßt werden.

Zusammenfassung

Nach variationsstatistischen Untersuchungen an basalen Rothirschgeweih-Fragmenten, die bei Grabungen an der frühmittelalterlichen Siedlung Haithabu freigelegt wurden, kann als in hohem Maße wahrscheinlich angesehen werden, daß die zur Kammherstellung verwendeten Geweihstangen (schädelechte und Abwurfstangen) aus der näheren und weiteren Umgebung Haithabus, also von der Cimbrischen Halbinsel stammen. Es liegen keine Anzeichen für einen vermuteten Geweihstangen-Import vor.

Summary

In 1963/64 thousands of fragments of Red deer antlers (manufactured into combs ect.) were excavated at Haithabu, a Mediaeval settlement near Schleswig (Northern Germany). From these antlers more than 800 fragments could be measured, chiefly the burrs. The maximum circumference of the burrs amounts to 300 mm, the average 213.6 ± 0.99 mm (n = 857). As shown by comparison with similar fragments from the isle of Wollin (Pommerania) it is more than probable that the Haithabu Red deer antlers derive from the Cimbrian Peninsula. There is no indication for any import from foreign countries.

Literatur

Beninde, J. (1937): Zur Naturgeschichte des Rothirsches. Verlag Paul Schöps, Leipzig.

Bieger, W. (1931): Beiträge zur Wild- und Jagdkunde. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Boessneck, J. (1958): Studien an vor- und frühgeschichtlichen Tierresten Bayerns II. Aus dem Tieranatom. Institut der Universität München.

Boessneck, J., u. a. (1963): Seeberg Burgäschisee-Süd, Die Tierreste. Akta Bernensia II, Teil 3.

Bökönyi, S. (1955): Untersuchungen der in der römischen Villa von Tacfövenypuszta gefundenen Tierknochen. Acta Arch. Acad. Sc. Hung. **6**, 153—161.

Dierich, P. (1910): Beiträge zur Kenntnis prähistorischer Hirsche. Dissertation, Bern.

Enderlein, H. (1930): Die Fauna der wendischen Burg Poztupimi. Z. Säugetierkunde **5**, 241 bis 303.

Herre, W., u. a. (1960): Die Haustiere von Haithabu. Karl Wachholtz-Verlag, Neumünster.

Jagd und Hege in aller Welt (1955): Erinnerungswerk an die internationale Ausstellung für Jagd und Sportfischerei, Düsseldorf. Verlag Heinzwolf Kölzig, Düsseldorf.

Jankuhn, H. (1949): Ergebnisse und Probleme der Haithabu-Grabungen 1930 bis 1939. Zeitschrift Ges. f. Schlesw.-Holst. Geschichte, **73**, 1—86.

Jankuhn, H. (1964): Haithabu und Danewerk. Karl Wachholtz-Verlag, Neumünster.

Jessen, H. (1958): Jagdgeschichte Schleswig-Holsteins. Landesjagdverband Schleswig-Holstein.

Köhler, H. (1958): Forst und Holz; in: Wald und Wild in Schleswig-Holstein, herausgeg. v. Minist. Ernährung, Landw. u. Forsten gemeinsam m. d. Landesjagdv. Schlesw.-Holst.

Kuhn, E. (1935): Die Fauna des Pfahlbaues Obermeilen am Zürichsee. Vierteljahresschrift d. Nat.Forsch.Ges. Zürich, **80**, 65—154.

Müller-Using, D. (1953): Über die frühmittelalterlichen Geweihreste von Wollin; Säugetierkdl. Mitt. **1**, 64—67.

Oldekop, H. (1910): Der Wald in Schleswig-Holstein einst und jetzt. Vereinsbl. d. Heidekult. Ver. f. Schlesw.-Holst., **38**, 68—74.

Requate, H. (1956): Die Jagdtiere in den Nahrungsresten einiger frühgeschichtlicher Siedlungen in Schl.-Holst., Schrift. Nat.-Ver. Schlesw.-Holst. **28**, 21—41.

Requate, H. (1964): Über nacheiszeitl. Säugetiere und die Geschichte der Haustiere Schleswig-Holsteins. Z. Tierzüchtg. Züchtgsbiol., **77**, 244—254.

Rütimeyer, L. (1862): Die Fauna der Pfahlbauten der Schweiz. Neue Denkschr. allg. Ges. d. ges. Naturw. **19**.

Szederjei, A., und Sartorius, O. (1960): Die Goldmedaillen-Hirsche Ungarns. Verlag Terra, Budapest.

Szunyoghy, H. (1963): Das ungarische Rotwild, Budapest.

Weber, E. (1957): Grundriß der biol. Statistik. Verl. VEB Gustav Fischer, Jena.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. Reichstein, Institut für Haustierkunde, Kiel, Neue Universität

Some notes on the Irrawaddy Dolphin, *Orcaella brevirostris* (Owen, 1866)

By W. F. J. Mörzer Bruyns

Eingang des Ms. 16. 12. 1965

According to Fraser (in Norman and Fraser, 1937 and 1948) the Irrawaddy Dolphin is found at the Bay of Bengal, Vizagapatam, Singapore and the Chantabun coast of Siam. A very nearly related form (cf subspecies of *O. brevirostris*) *Orcaella fluminalis* Anderson, 1871 occurs in the Irrawaddy River, Birma. Fraser stated the genus has never (up to that time) been found away from this south-east corner of Asia. Later on, the same author (in Ellerman and Morrison-Scott, 1951) added the following localities to those already known: Java, Borneo, Straits of Malacca, east coast Malay Peninsula. Gibson Hill (1949 and 1950) enumerates the species from Malay and Sarawak waters.

Kra River	Malay Peninsula	15. XII. 1956 20. V. 1958
Klang River	Port Swettenham Malay Peninsula	4. III. 1959 27. IV. 1959 12. X. 1959 20. II. 1960
Belawan Deli River	Sumatra	28. II. 1956 5. III. 1956 30. VIII. 1956 4. IX. 1956 19. XII. 1956 15. II. 1957 2. VI. 1957 22. VII. 1957 19. XII. 1957 18. V. 1958 2. III. 1959 29. IV. 1959
Tandjong Pandan	Biliton	7./8. X. 1959
Rajang River	Borneo (west coast)	24.—26. IX. 1959 17.—19. IV. 1960 14.—17. V. 1963
Surabaya	Java (northeast coast)	23.—25. VII. 1956 10.—13. VIII. 1956 16.—21. I. 1957 20.—22. VI. 1957 28. III. 1959
Tjilitjap	Java (south coast)	11.—16. IV. 1955
Makassar	Celebes (southwest coast)	31. VII. 1956
Between Pulo Supiori and Pulo Biak	Western New Guinea	1958/1959
Mouths of muddy rivers	Western New Guinea (southwest coast)	1958/1960

Almost his entire life at sea (35 years), the author of these notes has been watching whales and dolphins and during the last 15 years he recorded systematically the numbers, species and localities of the animals seen. By doing so, he has the possibility to mention some other places where *Orcaella brevirostris* does occur and to enlarge therefore the known distribution area of this species. In the following table the localities are given where the author has seen Irrawaddy Dolphins (see page 367).

The last two observations are not by the author himself (School teacher at Korido; Captain and Officers "H. M. Luymes", Hydrographic Dept., Royal Netherlands Navy), but in view of the very detailed descriptions of the dolphins sighted, he considers the observations reliable. Especially as they are more or less confirmed by the recent find of two skulls of *O. brevirostris* on a beach at Melville Bay, Northern Australia (Johnson, 1964).

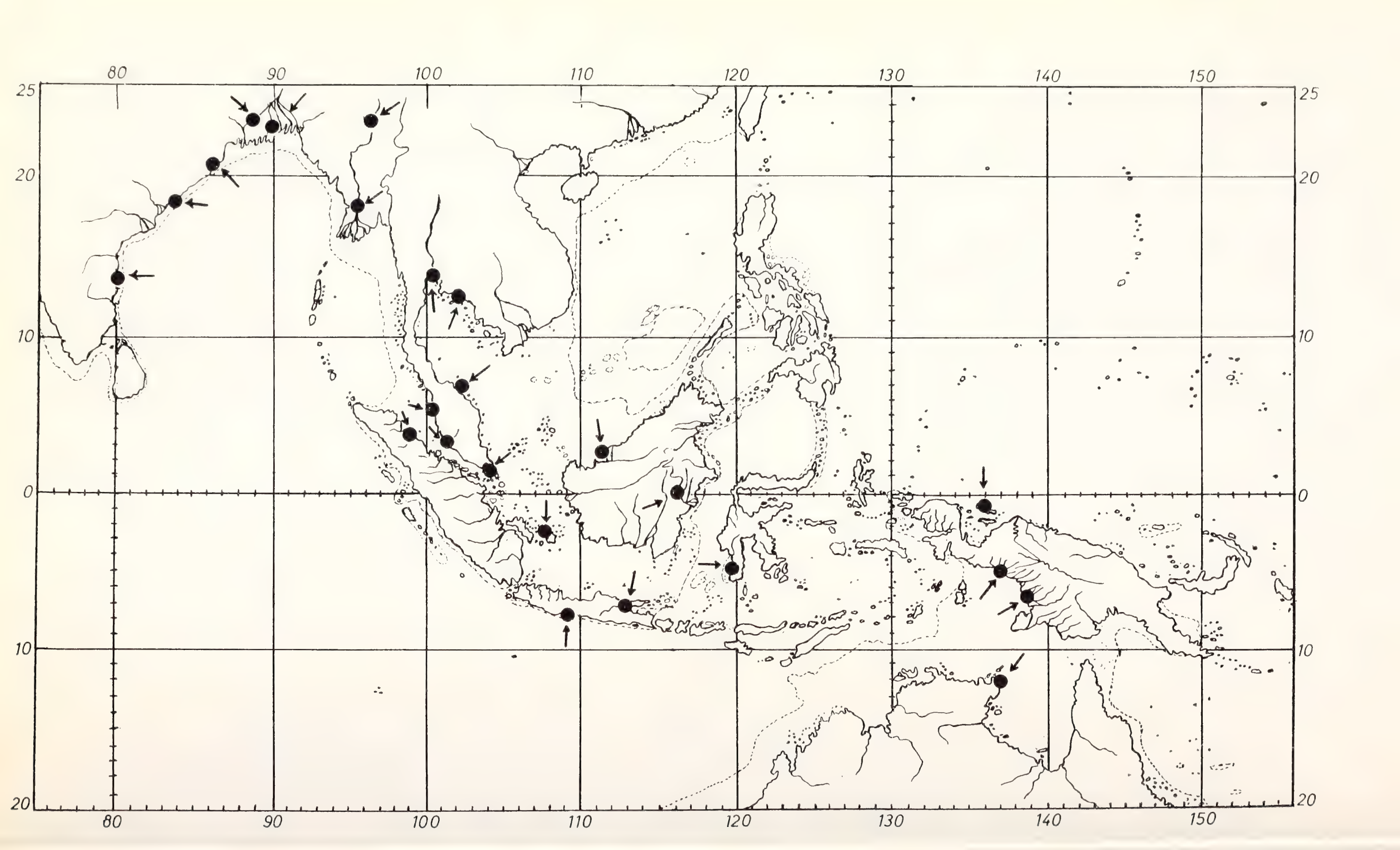
In 1902, Weber (also in 1923) already reported the occurrence of the species at Long Iram on the Mahakam or Koetai River, more than 100 miles from sea at the eastern side of Borneo. The skull of a specimen from that locality is in the collections of the Zoological Museum in Amsterdam. In his 1923 paper Weber published a review on the literature concerning *Orcaella brevirostris.*

In view of the abovementioned observations it is quite clear the species has a much larger distribution as originally supposed. The author would not be surprised if Irrawaddy Dolphins were found in waters around the southern Philippine Islands.

Irrawaddy Dolphins are confined to coastal waters and sometimes to large rivercourses (e. g. Irrawaddy River, Birma; Mahakam River, Borneo). Mostly they occur in shallow (20–60 feet deep), preferable muddy, brackish waters at the entrances of rivers with considerable tidal streams. Seawater temperatures are very high there, above 27° C., mostly between 29°–30° C. The author has never seen them at sea, which he considers anywhere more than 1 mile from the coast. They share this characteristic with the members of the genus *Sotalia.* In many places they are seen together with dolphins belonging to that genus, although the schools never mix. Their behaviour is much the same; swimming and feeding against the tide, outward bound against the flood, inward bound against the ebb, thus e. g. covering about 10 miles in 6 hours (between the Outer buoy and the Harbour office of the Belawan Deli River). In bigger rivers (e. g. Rajang River, Sarawak) *Orcaella brevirostris* occurs further down stream than *Sotalia borneensis,* but both species are regulary seen at Tg Mani, 20 miles from sea. Irrawaddy Dolphins are mostly encountered in small schools of usually 3 to 5 specimens. In the Rajang River, on September 25, 1959, one immature animal, approximately half the length of the mother, was seen.

The normal breathing is 3 to 5 times with 10 second intervals followed by a deep dive of 30 to 70 second. At Port Swettenham they breathed 2 or 3 times with 10 second intervals and stayed under as long as 3 minutes, making no more progress than a few hundred yards to half a mile per deep dive. They are usually quiet and require constant and intensive watch to be noted. When coming up for air they show a good deal of the head, back and dorsal fin in succession. Therefore there are no difficulties in recognizing the species. The description of the intact animal as given by Fraser (loc. cit.) is good and also the picture of the Irrawaddy Dolphin published by that author, makes it easy to recognize. He only saw them frisky once, jumping just out of the water, full length, in horizontal position. This was at Port Swettenham harbour, where the full flood going round a bend in the sea- arm is forced sideways into the Klang River and causes a considerable turbulence.

Fig. right. Map of Southeast Asia, the Indo-Australian Archipelago and North Australia with the localities where specimens of the species *Orcaella brevirostris* (Owen, 1866) have been seen (after own data and literature)



80
90
100
110
120
130
140
150
25
20
10
0
10
20

The colour of all Irrawaddy Dolphins seen by the author was uniformly very dark grey. In some publications (e. g. Fraser, 1937, 1948 and Weber, 1923) the colour is given as slate-blue or steel-blue. Whether these differences are due to local variations or to another way of defining colours is not clear yet.

References

Ellerman, J. R., and Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758—1946. (British Museum, London), 1—810.

Gibson-Hill, C. A. (1949): The whales, porpoises and dolphins known in Malayan waters. Malayan Nature Journal **4:** 2, 44—61.

Gibson-Hill, C. A. (1950): The whales, porpoises and dolphins known in Sarawak waters. Sarawak Museum Journal, Kuching **5:** 2, 288—296.

Johnson, D. H. (1964): Mammals of the Arnhem Land Expedition. In: Records American-Australian Sc. Exp. to Arnhem Land (Melbourne University Press, Melbourne), **4**, 427—515.

Norman, J. R., and Fraser, F. C. (1937): Giant fishes, whales and dolphins (Putnam, London), I—XIII, 1—361 (Second edition; 1948).

Weber, M. (1902): *[On Xiphias gladius* and *Orcaella fluminalis.]* Tijdschr. Ned. Dierk. Ver. **7**, (verslagen), 41.

Weber, M. (1923): Die Cetaceen der Siboga-Expedition. Siboga-Expeditie **58** (Brill, Leiden), 1—38, pls. 1—3.

Author's address: Captain W. F. J. Mörzer Bruyns, c/o Zoölogisch Museum, 53 Plantage Middenlaan, Amsterdam-C., The Netherlands

Observations in flight Reactions of *Tursiops truncatus* (Mont.) with some Suggestions on flight Planning

By W. H. Dudok van Heel and J. Tiebor

Eingang des Ms. 12. 5. 1966

The newly established Dolfinarium at Harderwijk, Holland, which incorporates a small research group, recently acquired (summer, 1965) four adult *Tursiops truncatus* from Aquatics International, Berlin, New Jersey, U.S.A.

On July 2, 1965 the authors accompanied the animals by truck from Berlin, New Jersey to Kennedy International Airport, New York, then by K.L.M. DC 8 on their normal freight service from New York to Amsterdam and from Amsterdam by truck to Harderwijk. During the transoceanic flight the authors were assisted by a very able KLM animal attendant. This attendant was placed at their disposal trough the good graces of the KLM airline. The first lap of the trip took three hours, the flight seven hours and the last lap one and one half hours. The total time elapsed between the removal of the first dolphin from water until the last was placed into the new pool was sixteen hours.

About two months previously these same animals experienced a 32 hour trip by truck from Florida to Berlin, New Jersey. During both trips each animal was slung in a modified hammock, a method of transport that was found to be least traumatic and distressing. The absence of struggling or any aberrations in heart rate or body temperature attested to this. The animals ate readily when hand fed immediately after they were placed into water after the trip. Nevertheless some observations were made during the flight which we feel were significant.

Breathing Rates *Tursiops truncatus* during a DC 8 flight

Time	Cabin pressure in feet	"Mamalou", female length 245 cm weight 163 kg est. age > 10 years	Mean	"Moby Dick", male length 235 cm weight 147 kg est. age ca. 7 years	Mean	"Peppy", female length 210 cm weight 108 kg est. age 5 years	Mean	"Wiki Wiki", male length 210 cm weight 102 kg est. age 5 years	Mean
20.30	4000	12, 17, 19, 7, 15	14,0	37, 37, 55, 40, 68	47,5	13, 25, 30, 10, 28	21,0	51, 32, 44, 32, 45	21,0
21.30	4600	16, 15, 16, 14, 22	16,5	43, 55, 66, 37, 37	47,5	32, 55, 55, 29, 32	40,5	40, 49, 39, 30, 49	41,5
00.15	4800								
00.30	5900	17, 18, 17, 20, 19	18,0	43, 35, 48, 37, 57	44,0	11, 12, 19, 18, 18	15,5	35, 37, 32, 33, 42	36,0
01.15	4200	17, 17, 25, 23, 22	21,0	46, 55, 63, 57, 56	55,5	28, 28, 35, 31, 30	30,5	41, 37, 39, 31, 40	37,5
02.15	3000	23, 28, 29, 22, 23	25,0	52, 45, 27, 55, 65	49,0	36, 40, 27, 21, 36	32,0	45, 32, 33, 37, 26	34,5
05.45	sea level	16, 19, 14, 25, 22	19,0	47, 50, 57, 42, 62	51,5	55, 25, 51, 29, 19	36,0	45, 47, 34, 34, 36	39,0

The readings at 00.15—00.30 indicate an increased breathing rythm in "Moby Dick" and "Wiki Wiki" too. Save from increased whistling they did not show any peculiar behaviour.

The second author knew four *Tursiops truncatus* died in midair when the cabin pressure exceeded 6000 ft. (In air language the cabin pressure is normally expressed in the equivalent height in feet and will be used throughout this paper.)

Therefore the second author was watching when two *Tursiops truncatus* were transported to Switzerland a fortnight before the trip being described in this report. When the cabin pressure during this earlier trip was equivalent to 6000 feet both animals became restless, started to groan and flayed around with their heads and flukes. Upon request the flight altitude was immediately lowered and when the cabin pressure reached about 5000 feet the animals became quiet and appeared comfortable. They performed within an hour of completion of the flight.

With the knowledge gained from the previous flight it was decided to monitor the animals respiration rates to determine what, if any, effect altitude had on their breathing. The temperature in the plane was 22° C, which was lowered to 17° C during the last hour as the ground temperature at Schiphol Airport was only 9° C.

We took off from New York on July 2nd at 19.25 hours Amsterdam time and arrived on July 3rd at 02.20 local time. The first respiratory rates were taken after a gentle climb to a flying height of 30 000 feet.

The readings at 20.30 hours and 21.30 hours indicated that each animal had a characteristic breathing rythm. This rythm remained constant for three of the animals. When taking the readings between 00.15 and 00.30 hours "Peppy" became restless. She slapped with her flukes and tossed her head, groaned, shrieked, urinated and periodically made shuddering movements. Both authors recognized this as "shock behaviour", which often leads to death. Information from the flight deck indicated that during the time of the peculiar behaviour of the dolphin the plane had started to gain altitude for the Atlantic crossing after passing over Newfoundland.

At 00.30 hours at about the time "Peppy's" recordings were taken the cabin pressure was 5900 feet. This particular behaviour cannot be caused by the climbing in itself as the increase of height to 4800 did not lead to any unrest. An altitude decrease was requested, the captain descended and after some minutes a cabin pressure of 4200 feet was attained. "Peppy" calmed down almost immediately as did her respiratory rate. All the animals whistled far more vigorously than normal during the trip. At 01.15 hours "Peppy's" breathing rate was back to "normal". The last reading was taken after the last lap of the trip by truck when the dolphins were resting quietly in their hammocks beside their new pools surrounded by some 20 onlookers. They were released into the water immediately afterward and fed succesfully.

On December 4, 1965, the second author transported three *Tursiops truncatus* from Berlin, U.S.A. to Harderwijk and on February 3, 1966 from Harderwijk to Paris in the same way. On both occasions the cabin pressure was not exceeding 5000 feet, there were no signs of trouble and the animals could be hand fed immediately upon placed in their new tank after the trip.

It is a known fact that some human beings suffer from the effects of a lack of oxygen at the heights at which these animals were flown. Since we feel that the aberrant behaviour of the dolphins at this height was also due to a lack of oxygen we would like to summarize as follows:

1. Four dolphins died during a trip with a cabin pressure exceeding 6000 feet.
2. On a flight previous to the one described here both animals were restless, had increased respiratory rate when the cabin pressure was equivalent to 6000 feet.
3. On the trip described here one dolphin out of four showed signs of "shock behaviour" when the cabin pressure became equivalent to 5900 feet.
4. It is recommended that the captain of the plane be informed in advance in order that a flight schedule can be arranged so that the cabin pressure does not exceed 5000 feet. This may cause some concern as the lowered altitude does affect the duration of the flight as well as fuel consumption.

We wish to acknowledge the wonderful cooperation that we received from all the people who helped to make this trip a succes. We personally thank the captains of both KLM planes for their readiness and willingness to cooperate at the slightest signs of distress of the animals. The captain should be commended on his handling of the large plane during landing as the dolphins did not even wince at touchdown.

Author's addresses: Dr. W. H. Dudok van Heel, Netherlands Cetacean Research Group, Dolfinarium, Harderwijk, Netherlands, and Mr. J. Tiebor, Director Aquatics International, Berlin, N. Y., U. S. A.

Gallengangskarzinome beim Biber

Von Heinrich Eble

Aus dem Zoologischen Institut der Martin-Luther-Universität Halle – Wittenberg
Direktor: Prof. Dr. J. O. Hüsing

Eingang des Ms. 9. 5. 1966

Die Todesursachen des vom Aussterben bedrohten Elbe-Bibers, *Castor fiber albicus* Matschie, 1907, unter besonderer Berücksichtigung funktioneller Wirbelstörungen wurden 1962 vom Kustos des Zoologischen Institutes der Martin-Luther-Universität Halle,

Dr. RUDOLF PIECHOCKI, einer eingehenden Untersuchung unterzogen. Dabei konnte der Autor bei einer Reihe von Bibern aus der freien Wildbahn starke, verschiedenartige Veränderungen der Leber feststellen, die aber meist infolge der weit fortgeschrittenen Autolyse des Materials nicht mehr einwandfrei diagnostiziert werden konnten. Lediglich in einigen Fällen ließ das angegangene Material eine Wahrscheinlichkeitsdiagnose zu, bei der von Leber- und Gallengangskarzinomen die Rede war. In einem anderen Fall glaubte man, daß es sich um eine Sarkomatose handele.

Lebertumoren werden sehr oft durch Parasitenbefall hervorgerufen. Es bilden sich dabei sogenannte Cysticercustumoren. Auch können aus den bindegewebigen Innen- und Außenkapseln Sarkome entstehen, die häufig zur Metastasenbildung führen. Man glaubt, daß die von Parasiten abgeschiedenen Toxine, die zur Bildung von Sarkomen führen, streng artspezifisch sind. Nach COHRS, JAFFÉ und MEESSEN (1958) sind solche Sarkome bei Ratten aufgetreten. Von 52 223 infizierten Ratten wiesen 3285 Tiere Cysticercussarkome auf.

Auch beim Biber könnten Cysticercussarkome vorkommen, zumal man, wie aus der Literatur bekannt ist, *Cysticercus fasciolaris*, die Finnenform von *Taenia taeniaeformis* (Batsch, 1786), bei ihm gefunden hat. Bei den von PIECHOCKI (1962) untersuchten Bibern konnten allerdings keine Cysticerci nachgewiesen werden.

Bevor auf den speziellen Befall eines Gallengangskarzinoms beim Biber eingegangen wird, sollen in einer kurzen Aufstellung die von PIECHOCKI (1962) beschriebenen 33 Elbe-Biber auf ihre Todesursachen untersucht werden.

Es verendeten:

11 Tiere durch gezielte Schrotschüsse.

7 Tiere infolge äußerer Einwirkungen. In Frage kommen: Totschlag, Fuchseisen, Hunde, Verfangen in Fischnetzen, Vergiftung durch verseuchte Industrieabwässer.

5 Tiere durch Erkrankungen. In Frage kommen: Tularämie, Paratyphus, Parasitenbefall, bei dem die Leber sehr oft befallen wird, Pneumonie, Verstopfung des Mastdarmes.

3 Tiere durch Bißwunden, die durch Kämpfe der Tiere untereinander entstanden sind.

6 Tiere, bei denen die Todesursachen unbekannt waren. Hierher gehören z. T. die Biber, die starke pathologische Veränderungen der Leber aufwiesen, bei denen aber auf Grund der fortgeschrittenen Zersetzung keine einwandfreie Todesursache mehr festgestellt werden konnte.

1 Tier an Altersschwäche.

Bei den durch Schußwunden getöteten Bibern, die keine pathologischen Organveränderungen aufwiesen, ergaben sich folgende Lebergewichte:

7 gleichaltrige adulte ♂, Lebergewicht 355–590 g, Durchschn. 463 g.

12 gleichaltrige adulte ♀, Lebergewicht 433–970 g, Durchschn. 672 g.

Bei den Tieren mit pathologischer Leberveränderung lagen die Lebergewichte meist wesentlich höher. So konnte bei einem trächtigen Weibchen der Altersstufe VI (12 bis 15 Jahre) von 25 kg Lebendgewicht – es lag Verdacht auf ein Gallengangskarzinom vor – ein Lebergewicht von 1990 g festgestellt werden.

Ein stark abgemagertes altes Bibermännchen mit einem Gesamtgewicht von 23,1 kg wies eine Leber auf, die mit vielen knotigen, erbsen- bis kirschgroßen Hyperplasien besetzt war und 1525 g wog. In beiden Fällen war das Lebergewicht um das Dreifache erhöht.

Am 21. Juni 1965 wurde in Hemsendorf (Elster) ein noch lebendes erwachsenes Bibermännchen beobachtet, bei dem sich in der Rücken- und Schwanzregion zahlreiche Bißstellen befanden, die von Artgenossen herrührten und bei Revierkämpfen dem Tier beigebracht worden waren.

Das am nächsten Tag im benachbarten Gorsdorf verendet aufgefundene Tier wurde entsprechend einem 1957 gefaßten Beschluß des „Kollektivs zum Schutze und zur Auf-

züchtung des Mittelelbebibers" dem Zoologischen Institut in Halle zur Sektion und weiteren Verarbeitung überlassen.

Die Sektion ergab folgenden Befund:

Das stark abgemagerte Bibermännchen hatte ein Gewicht von 19,450 kg. Bei gleichaltrigen gesunden Bibern schwankt das Gewicht zwischen 23 und 26 kg. Die Rumpflänge betrug 900 mm, die Schwanzlänge 290 mm. Die Muskulatur in der Umgebung der Bißstellen war bereits stark mit Fliegenmaden besetzt. Die Untersuchung ergab ferner eine ausgedehnte doppelseitige Pneumonie, die sicherlich sekundär als Folgeerscheinung der Körperschwäche durch die zahlreichen Bißwunden entstanden ist. Im Fell fand sich eine vernarbte Schrotkugel. Die linke Vorderhand sowie Elle und Speiche wiesen alte Frakturen auf. Im Bereich der Wirbelsäule fanden sich Exostosen, die auf ein fortgeschrittenes Alter des Bibers hinwiesen. Die Molaralveolen waren zum Teil vereitert.



Abb. 1. Teil eines Leberlappens mit zahlreichen herdförmigen Epithelwucherungen

Die Leber zeigte in ihrem ganzen Umfang starke pathologische Veränderungen durch herdförmige, rund bis oval gestaltete Epithelwucherungen, die auf scirrhöse Tumoren schließen ließen. Abb. 1 zeigt die zahlreichen herdförmigen Epithelwucherungen, die über die Leberoberfläche hinausragen. Durch die starken epithelialen Wucherungserscheinungen war die normale Gewebestruktur der Leber sehr verwischt.

Die formolfixierte, in kleine Teile zerschnittene Leber wurde so in Paraffin eingebettet, daß jedes Blöckchen eine größere Epithelwucherung enthielt. Rund 1000 Schnitte von 7,5 μm Dicke wurden mit Hämalaun-Eosin, Azan nach Heidenhain und Eisenhämatoxylin-Lichtgrün (Heidenhain) gefärbt.

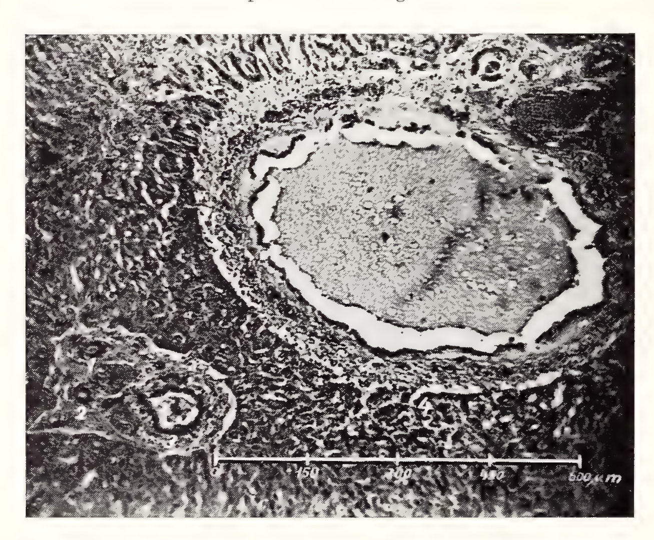


Abb. 2. Normale und erweiterte Gallengänge. 1 u. 2 normaler, 3 leicht erweiterter und 4 mittelstark erweiterter Gallengang. Färbung: Hämalaun-Eosin

Histologischer Befund

Das nur leicht angegangene Lebergewebe zeigte nebenstehendes histologisches Bild:

Die Gallengänge waren größtenteils mäßig bis stark erweitert. Abb. 2 zeigt nebeneinander normale, mittelstark erweiterte und extrem erweiterte Gallengänge.

Während man beim normalen, nicht pathologisch veränderten Gallengang des Bibers ein Lumen von etwa 10 µm messen konnte, erreichten die mittelstark erweiterten Gallengänge ein Lumen von 100 bis 200 µm. Die extrem erweiterten Gallengänge zeigten in ihren Lumina Ausdehnungen von 600 bis 1730 µm.

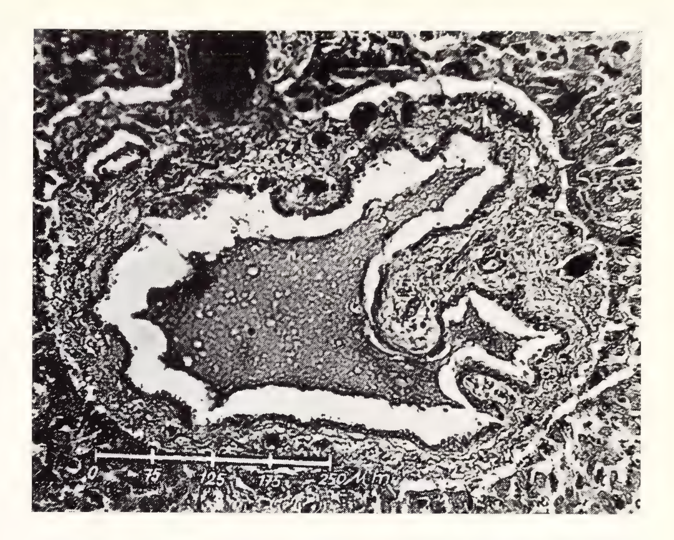


Abb. 3. Stark erweiterter Gallengang mit ausgedehnter Bindegewebsschicht und Schleimfüllung im Lumen. Färbung: Azan nach Heidenhain

Das Gallengangsepithel bestand aus einer Schicht hochkubisch bis niedrigzylindrischer Zellen, die teilweise stärkere Deformationen zeigten. Dazwischen lagen als epitheliale Neubildungsherde oder sogenanntes Krebsparenchym stark vergrößerte Krebszellen, deutlich erkennbar am hellrot gefärbten, basophil reagierenden Plasma und dem scharf abgesetzten, bläschenförmigen Kern, der oft Kernteilungsfiguren zeigte. Diese Zellen schoben sich entweder einzeln oder in Gruppen als eigenmächtiges destruierendes Wachstum des Epithels zwischen die Epithelzellen des Gallenganges und ragten dabei mehr oder weniger weit in das Lumen vor.

Zwischen dem stark angehäuften Bindegewebe und dem Lebergewebe konnte in einigen Fällen ein infiltratives Einwandern der Krebszellen beobachtet werden.

Die Lichtung der kleinen, noch nicht pathologisch veränderten Epithelzellen der Ductuli biliferi enthielten in den meisten Fällen keinerlei Einschlüsse, während die vergrößerten Gallengänge in ihren Lumina unterschiedliche Mengen von Schleim aufwiesen (Abb. 3). Die homogene, unstrukturierte Schleimmasse könnte von Zellen des Epithelverbandes stammen, die eine mehr oder weniger deutliche drüsige Struktur hatten und in ihrem Inneren Schleim enthielten.

Durch die Schleimmassen wurde auf das umliegende Lebergewebe, vor allem auf das die Gallengänge umschließende kollagene Bindegewebe je nach Schleimmenge ein mehr oder weniger starker Druck ausgeübt. Dadurch kam es zur Druckatrophie des Lebergewebes und zu einer zum Teil sehr umfangreichen Anhäufung von Bindegewebe, das besonders bei der Azanfärbung nach Heidenhain deutlich sichtbar wurde (Abb. 3). Während beim normalen Gallengang das umschließende Bindegewebe eine Ausdehnung von 5 bis 10 µm erreichte, wurde bei den stark erweiterten Gallengängen eine Bindegewebsschicht von 165 bis 200 µm gemessen.

Der Leberschaden hatte im vorliegenden Fall ohne Zweifel im Verein mit der sekundär auftretenden Pneumonie den Tod des Bibers herbeigeführt.

Von den 33 von Piechocki (1962) untersuchten Bibern sind unter Berücksichtigung der Wahrscheinlichkeitsdiagnosen 5 Tiere = 15,15 % an Leberschäden verendet.

Die Frage, welche Faktoren für die Organschäden beim Biber verantwortlich gemacht werden können, muß bei der geringen Zahl der bisher untersuchten Tiere und der Unsicherheit der Diagnosen vorerst unbeantwortet bleiben. Vielleicht spielen karzi-

nogene Stoffe der stark verunreinigten Industrieabwässer eine Rolle. Es wäre wünschenswert, wie es vom „Kollektiv zum Schutze und zur Aufzucht des Mittelelbebibers“ vorgeschlagen wird, für diese Tiere eine großangelegte Umsiedlungsaktion durchzuführen, um sie vor den ständig sich verschlechternden Umwelteinflüssen zu schützen. Nach Meinung dieses Kollektivs wäre es ferner dringend erforderlich, im Bereich eines Zoologischen Gartens eine Biberfarm einzurichten, zumal sich der Elbebiber, entgegen anders lautenden Mitteilungen, in Gefangenschaft züchten läßt.

Zusammenfassung

Es können an Hand von 33 auf ihre Todesursache hin untersuchten Elbe-Biber aus der freien Wildbahn erstmalig einwandfrei Gallengangskarzinome nachgewiesen und die damit verbundenen pathogenen Veränderungen histologisch beschrieben werden.

Literatur

Cohrs, P., Jaffé, R., und H. Meessen (1958): Pathologie der Laboratoriumstiere. Bd. 1 u. 2. Berlin, Göttingen, Heidelberg.

Piechocki, R. (1962): Die Todesursachen der Elbe-Biber *(Castor fiber albicus* Matschie, 1907) unter besonderer Berücksichtigung funktioneller Wirbelsäulenstörungen. Nova Acta Leopoldina N. F. **25,** Nr. 158.

Anschrift des Verfassers: Dozent Dr. rer. nat. habil. Heinrich Eble, Zoologisches Institut der Martin-Luther-Universität Halle, Halle/Saale, Domplatz 4

Wahre Knoten in der Nabelschnur nebst Bemerkungen über Plazentophagie bei Menschenaffen

Von C. Naaktgeboren und A. M. van Wagtendonk

Zoologisches Laboratorium der Universität von Amsterdam

Eingang des Ms. 29. 3. 1966

Vom Rotterdamer Zoo erhielten wir eine Schimpansennachgeburt, in deren Nabelschnur sich ein Knoten befand. In der Nabelschnur eines im Londoner Zoo geborenen Schimpansen war gleichfalls ein Knoten vorhanden. Für die freundliche Überlassung des Materials sind wir Herrn Dr. A. C. V. van Bemmel und Herrn Dr. G. H. Manley zu großem Dank verpflichtet.

Die Annahme, daß alle Primaten, nur den Menschen ausgenommen, die Nachgeburt fressen und die Nabelschnur durchbeißen, trifft nicht zu, denn die Menschenaffen fressen häufig nichts von der Plazenta, wenigstens nicht in Gefangenschaft. Es gibt in der Literatur eine Reihe von Angaben über Größe und Gewicht von reifen Plazenten, die nach der Geburt gefunden wurden. Das ist nur möglich, wenn die Mütter die Nachgeburten nicht gefressen haben. Montané (1928), Fox (1929), Wislocki (1933), Schultz und Snijder (1935), Steinbacher (1940), Yerkes und Yerkes (1953), Hediger und Zweifel (1962) berichteten über Geburten von Schimpansen *(Pan troglodytes),* wobei die Mutter die Nachgeburt nicht gefressen hat. Nach Nissen und Yerkes (1943) wurde bei 29 Schimpansen nur 13mal beobachtet, daß die Plazenta ganz und 4mal zum Teil gefressen wurde, und nach Wyatt und Vevers (1935) wurde auf 15 Ge-

burten 8mal Plazentophagie festgestellt (Zit. nach HARMS, 1956). KIRCHSHOFER (1962) beschreibt vom Bonobo *(Pan paniscus)*, daß die Mutter die Plazenta mit großer Gier verzehrte und auf der Nabelschnur kaute. LUDWIG (1961) beschreibt die Nachgeburt des 1959 geborenen Gorillas Goma, aus dem Baseler Zoo. Die Mutter hatte die Nachgeburt also nicht aufgefressen. Auch REED und GALLAGHER (1963) berichten, daß eine primipare Gorilla das Junge nicht abnabelte. NAAKTGEBOREN und VANDENDRIESSCHE (1962) erwähnen eine Beobachtung von LANG (1958), der berichtet, daß eine Orangmutter die Nachgeburt nicht gefressen hat und teilen mit, daß ein Orangweibchen im Amsterdamer Zoo ebenfalls nicht von der Plazenta gefressen und die Nabelschnur nicht durchgebissen hat. VAN BEMMEL (1963) berichtet von zwei Oranggeburten im Rotterdamer Zoo. Die Mutter hat die Nachgeburten verzehrt. Er schreibt: „Das Verspeisen geht immer ohne Kauen. Es wird eingesogen und verschluckt." GRAHAM-JONES und OSMAN HILL (1962) berichten, daß eine Orangmutter, die Nachgeburt aus der Vulva zog und beleckte, aber sie fraß die Plazenta nicht. FOX (1929) berichtet von einer Oranggeburt, wobei die Mutter den Nabelstrang 28 Stunden post partum durchgebissen und nachher die Plazenta mit dem Rest der Nabelschnur weggeschleudert hat. GENSCH (1965) berichtet, daß eine Orangmutter die Nachgeburt ausgesogen, aber nicht gefressen hat; die Nabelschnur wurde dabei nicht zerrissen.

Die Nabelschnur kann von der Mutter durchgebissen werden oder spontan reißen, häufig in der Nähe der Plazenta. NAAKTGEBOREN (1963) hat gezeigt, daß die Nabelschnur der Primaten und der Pinnipedier die geringste Zugfestigkeit aufweist in Höhe der Verzweigung der Gefäße in die Plazenta. Es gibt aber mehrere Fälle, wobei der Wärter die Nabelschnur durchtrennen mußte, weil die Mutter es nicht tat, obwohl sie dazu, in dem von HEDIGER und ZWEIFEL (1962) beschriebenen Fall, sogar 36 Stunden lang Gelegenheit hatte. SLIJPER (1960) erwähnt, daß in einem Fall die Nabelschnur von der Mutter mit den Händen zerrissen wurde. MANLEY (1965, persönliche Mitteilung) sagt von einer Schimpansengeburt im Londoner Zoo, daß die primipare Mutter die Plazenta und die Nabelschnur mit sehr großer Sorgfalt behandelte: "clearly regarding the placenta *not* as another infant, but as something intimately connected with the latter and hence to be ceaselessly guarded and attented to. Thus, when walking bipedally with infant held against groin with one hand, the free hand would carry the placenta up in front of the mother's body; when climbing (and so needing at least one hand for locomotion), infant and placenta would be held against the groin with the same hand. The mother clearly took care to ensure that the cord connecting infant and placenta never became taut or stretched and so possibly endanger the well being of the infant." Erst am zweiten Tage nach der Geburt fand die Trennung zwischen Kind und Plazenta statt. Am Kinde blieb kaum ein oder vielleicht überhaupt kein Rest des Nabelstranges zurück. Wie die Durchtrennung tatsächlich zustande kam, wurde leider nicht beobachtet. Da aber die Nabelschnur an der Seite des Kindes schon eingetrocknet war, ist die Möglichkeit des einfachen Abfallens nicht auszuschließen. MANLEY schreibt, daß die Plazenta schon einen fauligen Geruch hatte und daß sich auf der Plazenta schon Fliegeneier befanden. GENSCH (1965) erwähnt größte Sorgfalt für die Plazenta und die Nabelschnur nach der Geburt eines Orang Utans. Sogar der Vater trug der Mutter die Plazenta ein Stück durch den Käfig nach.

HEDIGER und ZWEIFEL (1962) sagen, daß die Schimpansenmütter sich der Plazenta gegenüber häufig auffällig hilflos benehmen. Die Autoren halten es für möglich, daß unter den natürlichen Verhältnissen des Freilebens alte, sehr erfahrene Weibchen helfend eingreifen. Dies ist durchaus möglich, denn auch von anderen Tierarten z. B. von der Stachelmaus (DIETERLEN, 1962) und vom Hund (NAAKTGEBOREN, 1964) wurde beschrieben, daß Artgenossen dem gebärenden Muttertier helfend zur Seite stehen. Bei einer Oranggeburt im Dresdener Zoo beobachtete GENSCH (1965), daß der Vater als Geburtshelfer tätig war. Er berührte die Fruchtblase mit den Lippen, und als später

der Kopf des Kindes sichtbar wurde, half er bei der Austreibung, indem er mit den Lippen den Kopf umfaßte, und „auf diese Weise brachte er seinen Sohn ans Licht der Welt“. Er hielt nachher das Kind hoch. Erst nachdem das Kind geschrien hatte, interessierte sich die Mutter dafür. HEDIGER und ZWEIFEL sehen „in der beachtlichen Variationsbreite des Verhaltens in bezug auf die Behandlung von Nabelschnur und Plazenta eine Bestätigung dafür, daß nahezu alle wesentlichen Akte der Brutpflege dem Schimpansen nicht angeboren sind, sondern offenbar durch Tradition weitergegeben und individuell erlernt werden“.

Die Plazenta enthält zur Zeit der Geburt eine Menge Blut, die beim Menschen 100 bis 150 cm³ beträgt. Es wird daher empfohlen, bei der Geburt die Nabelschnur des Kindes nicht sofort zu unterbinden, sondern zu warten bis sie nicht mehr pulsiert. Das Blut ist dann in den Körper des Neugeborenen aufgenommen. Da das Kind bei der Geburt etwa 400 cm³ Blut besitzt, könnte ein Verlust von 100 bis 150 cm³ verhängnisvoll sein (HOLMER c. s. 1956). Es ist interessant zu sehen, daß die Menschenaffen in den Fällen, wobei Plazentophagie festgestellt wurde, fast niemals unmittelbar mit dem Fressen der Plazenta anfingen. Es ist immer noch einige Zeit übrig, in der das Plazentarblut im Kindeskörper aufgenommen werden kann. Nach den Angaben in der Literatur kann die Plazenta des Schimpansen stark variieren in Größe und Gewicht. FOX (1929) berichtet über eine Plazenta von 18×13×4 cm. WISLOCKI (1933) nennt Durchmesser von 14 cm oder etwas kleiner, bei einer Dicke von 2 cm. STEINBACHER (1940) gibt an, daß der Durchmesser der reifen Plazenta 10 cm und das Gewicht 180 g beträgt. MANLEY (1965) schreibt, daß das Gewicht einer Schimpansenplazenta mit Nabelschnur am zweiten Tage nach der Geburt 166,5 g betrug. Die Plazenta vom Orang hat nach GRAHAM-JONES und OSMAN HILL (1962) Durchmesser von



Abb. 1. Schimpansennachgeburt aus dem Rotterdamer Zoo. In der Nabelschnur befindet sich ein Knoten (Aufnahme: S. v. MECHELEN)

17,5×15,5 cm und eine Dicke von 26,5 mm im Zentrum und 13 mm am Rand. Das Gewicht beträgt 285 g. LUDWIG (1961) berichtet, daß die Plazenta vom Gorilla 11,4×15,5×1,9 cm groß ist und ein Gewicht von 342 g hat.

Wir erhielten zwei Schimpansennachgeburten und eine Frühgeburt mit Plazenta, die uns von der Verwaltung des Rotterdamer Zoo freundlichst überlassen wurden. Die Durchmesser betragen 9×13 cm, die Dicke im Zentrum ist 26 mm und an den Rändern 17 mm. Das Gewicht der ganzen Nachgeburt ist 234 g. Die andere Plazenta ist etwas kleiner und hat Durchmesser von 10×11 cm und eine Dicke von 20 mm im Zentrum und 15 mm am Rand. Das Gewicht von Plazenta, Resten der Fruchthüllen und der Nabelschnur ist 246 g. Die Plazenta des zu früh geborenen Fetus (Scheitel-Steiß-Länge 25 cm) ist 16×9×1,8 cm groß und hat ein Gewicht von 169 g. Die eine Nachgeburt war invertiert, was eine Folge sein könnte vom Herausziehen der Nachgeburt an der



Abb. 2. Der wahre Knoten in derselben Nabelschnur wie Abb. 1 (Aufnahme: S. v. MECHELEN)

Nabelschnur. Da die Geburt nicht beobachtet wurde, ist es nicht möglich, dies mit Sicherheit festzustellen. Die Nabelschnur ist bei den drei von uns untersuchten Plazenten excentrisch inseriert, was übereinstimmt mit den Angaben in der Literatur. Die Länge der Nabelschnurreste an den Nachgeburten beträgt bzw. 74 cm und 45,5 cm, an dem Fetus 43 cm, d. h. 172 % der Scheitel-Steiß-Länge. In der 45,5 cm langen Nabelschnur befindet sich ein wahrer Knoten, der 42 cm von der Plazenta entfernt ist (Abb. 1, 2). In der Nabelschnur, die uns von Dr. MANLEY überlassen wurde, befindet sich ebenfalls ein wahrer Knoten. Die Länge dieses Nabelstranges beträgt 63 cm, der Knoten befindet sich in einer Entfernung von 10 cm von der Plazenta. Auch beim Menschen kommen gelegentlich wahre Knoten in der Nabelschnur vor und zwar in 0,5 % aller Geburten (HOLMER c. s., 1965). SEITZ (1965) berichtet über menschliche Nabelschnüre mit zwei oder drei Knoten. Nur wenn die Nabelschnur lang ist, ist die Möglichkeit einer Nabelschnurumschlingung oder der Knotenbildung gegeben. Auf diese Tatsache hat schon KEHRER (1867) gewiesen und er fügt hinzu, daß man daher bei Rindern nie eine Umschlingung feststellt, weil die Nabelschnur der Wiederkäuer

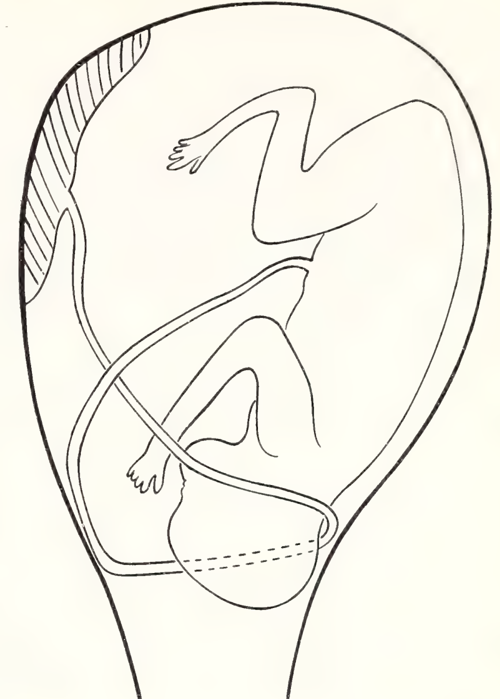
zu kurz ist. Wahre Knoten in der Nabelschnur können nur entstehen, wenn der Fetus durch eine Schlinge der Nabelschnur schleicht. Dies ist meistens erst bei der Geburt der Fall, aber es kann ausnahmsweise auch schon vor der Geburt passieren (Holmer, 1956; Seitz, 1956). Eine Nabelschnurumschlingung wurde von Graham-Jones und Osman Hill (1962) bei einer Oranggeburt beobachtet. Das Junge hatte eine Schlinge der Nabelschnur um den Nacken. Die Nabelschnur hatte eine Länge von 50 cm, was relativ lang ist, weil das Junge, dessen Gewicht etwa 1500 g betrug, nur klein war.

Die Mehrzahl der Primaten besitzt eine relativ lange Nabelschnur, obwohl sehr große individuelle Unterschiede vorkommen. Am kürzesten ist die Nabelschnur der Halbaffen. Für *Lemur fulvus* fanden wir 52 % der Scheitel-Steiß-Länge des Neugeborenen, während Starck (1957) für *Tupaia minor* 69 % und für *Daubentonia madagascariensis* 26 % angibt. Die Nabelstränge der höheren Affen sind relativ länger und zwar findet man Werte, die variieren zwischen 75 und 185 % der Scheitel-Steiß-Länge des Fetus oder des Neugeborenen, wie aus den Angaben von Starck (1957), Slijper (1960) und aus eigenen Messungen an Feten und Neonaten hervorgeht. Meistens findet man Werte von 90 bis 120 %. Bei den Menschenaffen kommt häufig eine sehr lange Nabelschnur vor. Slijper (1960) nennt eine Angabe van Doorn's wonach die Nabelschnur vom Orang Utan *(Pongo pygmaeus)* 230 % der Scheitel-Steiß-Länge des Neonaten beträgt. Naaktgeboren und Vandendriessche (1962) geben Nabelschnurlängen von 55 und 80 cm an, während Graham-Jones und Osman Hill (1962) über eine Nabelschnur von 50 cm berichten. Die Sitzhöhe des Neugeborenen ist beim Orang Utan wesentlich geringer als beim Menschen. Deshalb darf man annehmen, daß eine Nabelschnur von 50 oder 55 cm etwa 180 bis 200 % der Scheitel-Steiß-Länge des Neugeborenen entspricht. Ludwig (1961) teilt mit, daß die Nabelschnur des Gorillas Goma 65 cm lang war, bei einer Scheitel-Steiß-Länge von 28 cm, d. h. 232 % der S.S.L. Die Nabelschnur der Schimpansen ist ebenfalls sehr lang. Die Sitzhöhe des Neugeborenen beträgt im Mittel 27,5 cm (Schultz, 1940). Die Länge der Nabelschnur ist bei *Pan troglodytes* 49 cm (Fox, 1929), 39 cm, 53 cm, 54 cm (Wislocki, 1933), 58,2 cm (Schultz und Snijder, 1935), 63 cm (Manley, 1965), 100 cm (Steinbacher, 1940) und nach unseren, schon oben erwähnten Messungen 43, 45,5 und 74 cm. Für *Pan paniscus* gibt Wislocki (1933) 23 cm an und Kirchshofer (1962) etwa 100 cm. Die Länge der Nabelschnur beträgt beim Schimpansen also zwischen 140 % und 360 % der Scheitel-Steiß-Länge des Neugeborenen, was übereinstimmt mit den Originalangaben Slijper's (1960): 184 % und 243 %, sowie mit der Angabe von 253 % (Starck, 1947).

Diskussion

Es stellt sich also einwandfrei heraus, daß unter den Primaten die größten relativen Nabelschnurlängen bei den Menschenaffen zu finden sind, obwohl ausnahmsweise ein kürzerer Nabelstrang vorkommt. Die Nabelschnur des Menschen ist ebenfalls relativ lang. Slijper (1960) erwähnt sogar einen 3 m langen menschlichen Nabelstrang. Im allgemeinen ist die Nabelschnur des Menschen relativ kürzer als die der Menschenaffen. Holmer c. s. (1956) nennen etwa 50 cm als Mittelwert. Die Scheitel-Steiß-Länge oder die Sitzhöhe des Neugeborenen beträgt im Mittel etwa 36 cm, und eine 50 cm lange Nabelschnur nimmt daher etwa 140 % der Länge des Kindes in Anspruch. Dies stimmt überein mit dem niedrigsten Wert, den wir für Schimpansen festgestellt haben. Da die Nabelschnur des Schimpansen relativ länger ist als die des Menschen, liegt die Annahme nahe, daß die Chancen für Knotenbildung beim Schimpansen größer sind als beim Menschen, wo man nur in 0,5 % aller Fälle wahre Knoten im Nabelstrang feststellt. Es wäre nicht zuverlässig, die zwei Fälle von Knotenbildung in Schimpansennabelschnuren

auszudrücken in Prozent der Zahl der Geburten in Gefangenschaft, weil nicht immer die Nabelschnur genau beobachtet wurde. Jedenfalls darf man annehmen, daß dieser etwaige Prozentsatz die 0,5 % des Menschen erheblich überschreiten würde. Schließlich ist noch zu erwähnen, daß die Entstehung von wahren Knoten in langen Nabelschnüren nur dann zustandekommt, wenn die Voraussetzungen günstig sind. Sogar wenn eine Nabelschnurschlinge vor dem inneren Muttermund liegt, kann der Fetus neben der Schlinge passieren, aber auch wenn das Junge durch die Schlinge schleicht, wird nicht immer ein Knoten gebildet. In Abb. 3 ist eine Möglichkeit der Entstehung eines Knotens in der Nabelschnur schematisch dargestellt.



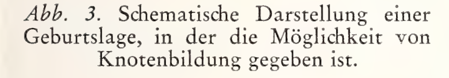


Abb. 3. Schematische Darstellung einer Geburtslage, in der die Möglichkeit von Knotenbildung gegeben ist.

Summary

The authors describe the afterbirth of chimpanzees and discuss data from literature on placentophagy and biting the umbilical cord in chimpanzees in captivity. Many times the placenta is not eaten by the mother. The authors compare the relative length of the umbilical cord in Primates. The very long cord of the chimpanzee offers more possibilities for building a knot during pregnancy or parturition than the relative shorter cords in other Primates do. Two cases of umbilical cords with a knot are described, one from a chimpanzee born at the Rotterdam Zoo and one from the London Zoo.

Literatur

Bemmel, A. C. V. van (1963): Das Züchten des Orang-Utan im Zoo. Zeitschr. Morph. Anthrop. **53**, 65–71.

Dieterlen, F. (1962): Geburt und Geburtshilfe bei der Stachelmaus. *Acomys cahirinus.* Z. Tierpsychologie **19**, 191–222.

Fox, H. (1929): The birth of two anthropoïd apes. Journ. Mamm. **10**, 37–51.

Gensch, W. (1965): Geburt eines Orang-Utan im Zoo Dresden. Freunde des Kölner Zoo **4**, 133–134.

Graham-Jones, O., and Hill, Osman, W. C. (1962): Pregnancy and parturition in a Bornean orang. Proc. Zool. Soc. London **139**–3, 503–510.

Harms, J. W. (1965): Schwangerschaft und Geburt. In Hofer, H., A. H. Schultz und D. Starck: Primatologia, I. Karger Verlag, Basel, 661–722.

Hediger, H., und Zweifel, F. (1962): Primaten-ethologische Schnappschüsse aus dem Züricher Zoo. Bibl. Primat **1**, 252–276. Karger Verlag, Basel, 1962.

Holmer, A. J. M., c. s. (1956): Leerboek der Verloskunde. Van Holkema en Warendorf, Amsterdam.

Kehrer, F. A. (1867): Beiträge zur vergleichenden und experimentellen Geburtskunde, Heft 2, 1–170. Vergleichende Physiologie der Geburt des Menschen und der Säugetiere. Verlag E. Roth, Gießen.

Kirchshofer, R. (1962): Beobachtungen bei der Geburt eines Zwergschimpansen *(Pan paniscus* Schwarz, 1929) und einige Bemerkungen zum Paarungsverhalten. Z. Tierpsychologie 19, 597–606.

Lang, E. M. (1958): Ein Orang-Utan kam zur Welt. Zolli **1.**
Ludwig, K. S. (1961): Beitrag zum Bau der Gorilla-Placenta. Acta anat. **45,** 110–123.
Manley, G. H. (1965): Persönliche Mitteilung im Brief.
Montané, L. (1928): Histoire d'une famille de chimpanzé's. Bull. et Mem. Soc. Anthrop. Paris.
Naaktgeboren, C. (1963): Untersuchungen über die Geburt der Säugetiere. Bijdragen tot de Dierkunde **32,** 1–50.
Naaktgeboren, C. (1964): De geboorte van de Hond. De Hondenwereld, Kerstnummer. 20 Seiten.
Naaktgeboren, C. und Vandendriessche, W. (1962): Beiträge zur vergleichenden Geburtskunde. Z. Säugetierkunde 27 (2), 83–110.
Nissen, H. W., and Yerkes, R. M. (1943): Reproduction of the chimpanzee. Report on forty-nine births. Anat. Rec. **86,** 567–578.
Reed, T. H., and Gallagher, B. F. (1963): Gorilla birth at national zoological park, Washington. Zool. Garten N. F. **27,** 279–292.
Schultz, A. H. (1940): Growth and development of the chimpanzee. Contributions to Embryology **170,** 1–63.
Schultz, A. H., and Snijder, F. F. (1935): Observations on reproduction in the chimpanzee. Bull. of the Johns Hopkins Hosp. **57,** 193–205.
Seitz, L. (1965): Pathologisches Verhalten der Plazenta. In Stoeckle, Lehrbuch der Geburtshilfe. Fischer, Jena, 1956.
Slijper, E. J. (1960): Die Geburt der Säugetiere. Kükenthals Handbuch der Zoologie **8** (25), 1–108.
Starck, D. (1957): Über die Länge der Nabelschnur bei Säugetieren. Z. Säugetierkunde **22,** 77–86.
Steinbacher, G. (1940): Die Geburt und Kindheit eines Schimpansen. Z. Tierpsychologie **4,** 188–203.
Wislocki, G. B. (1933): Gravid reproductive tract and placenta of the chimpanzee. Am. Journ. Phys. Anthrop. **18,** 81–92.
Wyatt, J., and Vevers, G. M. (1935): On the birth of a chimpanzee recently born in the Society's Gardens. Proc. Zool. Soc. London, **1,** 195–197.
Yerkes, R. M., and Yerkes, A. W. (1953): The great apes. Yale Univ. Press. New Haven, 1953.

Anschrift der Verfasser: Dr. C. Naaktgeboren und Fräulein A. M. van Wagtendonk, Zoölogisch Laboratorium, Plantage Doklaan 44, Amsterdam, C., Nederland

Zum Problem der „Invasionen" von Zwergfledermäusen, *Pipistrellus p. pipistrellus* (Schreber, 1774)

Von W. Grummt und J. Haensel

Aus dem Tierpark Berlin — Direktor: Professor Dr. H. Dathe

Eingang des Ms. 2. 2. 1966

In jüngster Zeit häufen sich in der Literatur Meldungen über sogenannte „Invasionen" der Zwergfledermäuse (Eisentraut 1957, Feldmann und Roer 1964, Ryberg 1947, Palasthy und Gaisler 1965, Heerdt und Sluiter 1960). Eisentraut 1957 schreibt dazu: „. . . Besonders zum Herbst hin kann es zu einer regelrechten Invasion kommen. Das Merkwürdigste dabei ist, daß es nicht selten ganze Scharen von Zwergfledermäusen sind, die wie auf Verabredung über Nacht ein bestimmtes Versteck als Schlafplatz besuchen, an dem sie bisher niemals angetroffen wurden." Deutungsversuche für diese merkwürdige Erscheinung findet man nur sparsam in den bisherigen Veröffentlichungen. Natuschke 1960 glaubt nicht daran, daß es sich um „Wochenstubenkolonien gehandelt habe, . . . da der für eine Wochenstube ziemlich späte Termin des Auftretens dagegen spricht". Palasthy und Gaisler 1965 (zit. nach der deutschen Zusammen-

fassung) kommen zu dem Schluß, „daß die Invasionsstellen als vorübergehender Unterschlupf der Zwergfledermaus zur Zeit der Übersiedlung aus den Sommer- in die Winterstandorte dienen. Zum Unterschied von anderen Fledermausarten dringen die Zwergfledermäuse vorübergehend, für mehrere Tage bis Wochen, auch in Räume ein, die von Menschen häufig aufgesucht werden, so daß ihr Auftauchen sogleich auffällt . . . Wir nehmen an, daß bei der Wahl dieser vorübergehenden Schlupfwinkel die Nahrungsansprüche, d. h. die Nähe reicher Jagdreviere mit einer Menge von Insekten, die Hauptrolle spielen“.

Da in Berlin in den letzten Jahren den von Eisentraut 1957 erwähnten Funden einige weitere hinzugefügt werden konnten, die rein faktenmäßig einige bemerkenswerte Einzelheiten zur Frage der „Invasionen“ bei Zwergfledermäusen lieferten, sei es uns gestattet, im folgenden unter Heranziehung der bekannten Literatur einige wesentliche Punkte herauszustellen.

Funde in Berlin

1. Stadtbezirk Prenzlauer Berg, Wisbyer Straße (2. Etage mit Balkon). Am 13. August 1959 erfolgte der Einflug in die Wohnung, als die betreffende Familie aus dem Urlaub zurückkehrte. Die Tiere wurden gegen 22.30 Uhr entdeckt, am 14. August 29 Ex. (3 davon tot) unter den Gardinen vorgeholt, beringt und wieder freigelassen. Nach Angaben der Hausbewohner sollen schon mehrmals in den Vorjahren Fledermäuse im August in dieses Haus und in Nachbarhäuser eingeflogen sein.
2. Stadtbezirk Prenzlauer Berg, Wisbyer Straße. In einem Nachbarhaus von obiger Einflugstelle wurden Anfang September 1959 5 bereits mumifizierte *P. pipistrellus* gefunden. Auch in dieser Wohnung sollen bereits im Jahre vorher Fledermäuse gewesen sein.



Abb. 1. Einflugstelle (4. Etage im renovierten Haus — langer Balkon) in Berlin, Stadtbez. Prenzlauer Berg, Schönhauser Allee 107, am 21. 8. 1965 (Aufnahme: G. Budich)

3. Fam. Geyer, Stadtbezirk Prenzlauer Berg, Zelterstraße 6 (2. Etage mit Balkon)
   a. Am 14. August 1964 ereignete sich der erste Einflug gegen 22.00 Uhr in das Schlafzimmer (Wohn- und Schlafzimmer liegen unmittelbar nebeneinander, die Tür dazwischen stand offen, das Licht vom Wohnzimmer fiel indirekt in das unbeleuchtete Schlafzimmer). Es waren jeweils 20 bis 30 Zwergfledermäuse, am 22. und 23. August sollen es sogar insgesamt 50 gewesen sein, die vor dem Fenster „schwärmten" und Einlaß begehrten. Außer am 14. August (3)[1] fanden Einflüge am 15. August gegen 22.00 Uhr (4), 16. August gegen 22.00 Uhr (9), 17. August erst gegen 23.00 Uhr (3), 21. August gegen 22.15 Uhr (8), 22. August gegen 23.00 Uhr (7), 23. August gegen 21.30 Uhr (10), 25. August gegen 22.15 Uhr (4), 27. August gegen 22.15 Uhr (2) und 28. August (1) statt. Vom 18. bis 20. August wurden nur draußen eine bis wenige fliegend gesehen, ohne daß ein Einflug erfolgte (wahrscheinlich auf die ungünstigen Witterungseinflüsse in dieser kurzen Periode zurückzuführen). Auch am 26. August „kreisten" nur 5 gegen 22.00 Uhr vor dem Fenster, drangen aber nicht ein. Insgesamt gelang der Fang von 51 Ex.
   b. Etwa am 16. August 1965 wurden abends einige Exemplare vor den Fenstern fliegend gesehen, am 18. August (8) drangen zwischen 22.00 und 22.15 Uhr die ersten ins Zimmer, nachdem sie bereits gegen 21.30 Uhr vor den Fenstern auf und ab flogen (Schwärmen)[2]. Weitere Einflüge fanden jeweils gegen 22.00 Uhr am 19. (6), 20. (2) und 22. August 1965 (1) statt. Insgesamt konnten in diesen Tagen 17 Zwergfledermäuse gegriffen werden.
4. Fam. Krautter, Stadtbezirk Weißensee, Tassostr. 15 (3. Etage mit eingebautem Balkon). Am 5. September 1965 wurde eine tote Zwergfledermaus zwischen den Doppelfenstern entdeckt, die offensichtlich dort verhungert war. Nach Aussage der Fam. Krautter fand ca. 14 Tage bis 3 Wochen vorher (in Tab. 1 ca. 20. August angegeben) ein Einflug von „mehreren" Fledermäusen statt, die jedoch „hinausbefördert" wurden.
5. Friedrich-Liszt-Oberschule, Stadtbezirk Pankow, Kuckhoffstraße 2—22 (1. Etage). Am 6. September 1965 sind in einem Klassenzimmer zwischen den Doppelfenstern 2 Zwergfledermäuse gefunden worden. Wahrscheinlich liegt ein ähnlicher Fall wie bei Fam. Krautter vor, aber eine genaue Auskunft war nicht zu erhalten.
6. Fam. Wehlisch, Stadtbezirk Prenzlauer Berg, Schönhauser Allee 107 (4. Etage mit Balkon), Abb. 1. Am 21. August 1965 standen in 2 nebeneinanderliegenden Zimmern die Fenster weit offen, im Schlafzimmer war kein Licht eingeschaltet, während im Wohnzimmer, zu dem die Tür einen Spalt offengelassen wurde, eine Lampe brannte (vergl. Fam. Geyer). Gegen 23.00 Uhr flogen die Zwergfledermäuse (ca. 20) in das Schlafzimmer ein, wurden größtenteils hinausgetrieben, aber am folgenden Tage saßen noch 4 Ex. in den Gardinen.
7. Stadtbezirk Prenzlauer Berg, Erich-Weinert-Straße 19 (2. Etage). Am 21. August 1964 flogen gegen 22.00 Uhr ca. 20 Zwergfledermäuse in die Wohnung ein, von denen 6 gefangen und uns übergeben werden konnten (nähere Angaben wurden uns nicht bekanntgegeben).

A. Zeitpunkt des Auftretens der Invasionen

Die frühesten Einflugdaten der Zwergfledermäuse liegen Ende Juli, die spätesten Anfang September. Dabei läßt sich — soweit das für derartige Schlußfolgerungen immerhin noch spärlich vorliegende Vergleichsmaterial (Tab. 1) ausreicht und auf Grund der Herkunft aus verschiedenen Jahren (Witterungseinflüsse!) überhaupt großräumig schon vergleichbar ist — dennoch nicht übersehen, daß sich die zeitigsten Einflugdaten von Westen nach Osten (Utrecht 24. Juli, Aachen 8. August, Brno und Berlin [Ende Juli in Presov liegt abnorm früh, Angabe leider nicht genau genug] 10. August bzw. 13. August) sowie von Süden nach Norden (Brno 10. August [Presov Ende Juli], Berlin 13. August und Alnarp 28. August) immer mehr zum Ende des Monats August verschieben (wie auch allgemein die durchschnittlichen Einflugdaten). Hier scheint sich eine klimatische Abhängigkeit bemerkbar zu machen, die auch darin zum Ausdruck kommt, daß z. B. die Mausohr-Wochenstuben *(Myotis myotis)* im Westen und Süden im Frühjahr eher aufgesucht werden als in der DDR (Zimmermann).

[1] Zahlen in der Klammer geben jeweils die Anzahl der gefangenen und beringt wieder freigelassenen Exemplare an.

[2] Siehe Natuschke 1960.

Tabelle 1

Zusammenstellung der bisher bekanntgewordenen Invasionen von Zwergfledermäusen

Land	Zeitangabe	Ortsangabe	Zahl	Quelle bzw. Gewährsleute
Niederlande	24. und 25. 7. 1959	Utrecht	?	HEERDT und SLUITER 1960
BRD	8. 8. 1964	Aachen (Polizeipräsidium)	zahlreiche[1]	FELDMANN und ROER 1964
	30. 8. 1961	Aachen (Schule)	21	dto.
ČSSR	8.—9. 1954 bis 1958 u. 1960 bis 1962	Presov (Pädagogisches Institut)	70—750	PALASTHY und GAISLER 1965
	7. 1963	dto	2	dto.
	9. 1958	Sindlar (Dorfkirche)	ca. 800	dto.
	16. 8.—9. 63	Presov (Gebäude des OHES)	67	dto.
	10. 8. 12. 8. 24. 8. 1959	Brno (Abendhochschule)	232 86 38	dto.
	14. 8. 1959	Brno (Jarose 5)	7	dto.
	18.—25. 8. 59	Brno (Gebäude INGSTAV)	3—8	dto.
	25.—31. 8. 60	Brno (Gebäude INGSTAV)	1—6	dto.
DDR	Mitte Aug.? 2 Jahre lang	Berlin (?)	50	EISENTRAUT 1957
1.	13. 8. 1959	Berlin (Wisbyer Straße)	29[2]	GRUMMT
2.	Anf. 9. 1959	Berlin (Wisbyer Straße)	5 tote[2]	GRUMMT
3 a.	14.—28. 8. 64	Berlin (Zelterstraße 6)	51[2]	HAENSEL
3 b.	18.—22. 8. 65	Berlin (Zelterstraße 6)	17[2]	HAENSEL
4.	ca. 20. 8. 65	Berlin (Tassostraße 15)	1[2]	HAENSEL
5.	6. 9. 1965[3]	Berlin (Kuckhoffstraße 2—22)	2[2]	HAENSEL
6.	21. 8. 1965	Berlin (Schönhauser Allee 107)	4[2]	HAENSEL
7.	21. 8. 1965	Berlin (Erich-Weinert-Str. 19)	6[2]	HAENSEL
Schweden	28. 8.—10. 9. 1946	Alnarp in Skåne	500	RYBERG 1947

[1] Die Fledermausart konnte nicht bestimmt werden, dürfte sich aber mit hoher Wahrscheinlichkeit auf unsere Art beziehen. — [2] Nur Angabe der gefangenen Ex., denn in allen Fällen sind es mehr gewesen, die einflogen. Da jedoch die Zahlen der einfliegenden Fledermäuse meist überschätzt werden, wurde auf eine Bekanntgabe der uns durch dritte Personen mitgeteilten Angaben verzichtet. — [3] Nur Funddatum, das Einflugdatum lag früher.

B. Zum Alter der Zwergfledermäuse, die invasionsartig in Wohnungen eindrangen

Sämtliche uns übergebenen und von Einflügen in Berlin stammenden Zwergfledermäuse (115 Ex.: 53 ♂♂ und 57 ♀♀)[3] waren mit hoher Wahrscheinlichkeit ausschließlich Jungtiere! Keins der unter ihnen befindlichen 57 ♀♀ ließ z. B. erkennen, daß es in dem betreffenden Sommer Jungtiere geboren und gesäugt hat. Das kann bei einer derart ansehnlichen Zahl kein Zufall sein. Die Jungtiere waren zwar ausgewachsen, dennoch lagen die durchschnittlichen Maße etwas, die Gewichte zum Teil erheblich unter denen,

[3] Von den 5 Anf. September 1959 in der Wisbyer Str. gefundenen mumifizierten Ex. liegt keine Geschlechtsbestimmung vor.

Tabelle 2

Gegenüberstellung einiger Maße und der Gewichte von Zwergfledermäusen

(A. Tiere aus dem Winterquartier Rüdersdorf bei Berlin 1951/52 und 1952/53 [Haagen und Arnold 1955 sowie G. Deckert briefl. und mündl.[1]] B. bzw. C. Tiere, die von Invasionen aus der Stadt Berlin stammen, 1959 [Grummt] bzw. 1964 und 1965 [Haensel])

Unterarmlänge in mm

		28,8	29	29,5	30	30,5	31	31,5	32	32,5	33	33,5	34	Ex.	Durchschnitt
A.	♂	1			7	3	13	7	20	3	7			61	31,5
	♀					2	12	5	25	6	13	2	4	69	32,1
B.	♂			1	1		4	2	2	1	1			12	31,3
	♀						4	1	8	4				17	31,9
C.	♂		1	1	5	5	8	7	8	3	3			41	31,3
	♀				1		7	9	9	7	6		1	40	31,9

Länge des 5. Fingers in mm

		36	36,5	37	37,5	38	38,5	39	39,5	40	40,5	41	41,9	Ex.	Durchschnitt
A.	♂	6	4	12	4	12	3	12	2	5		1		61	38,0
	♀	3	2	7	3	12	5	21	5	5		5	1	69	38,6
C.	♀	6	4	8	2	5	2	9	1	2	1	1		41	37,9
	♂	1	2	5	4	7	4	4	7	5	1			40	38,4

Gewicht in g

		3,0	..	3,45	3,5	3,55	3,6	3,65	3,7	3,75	3,8	3,85	3,9	3,95	4,0	4,05	4,1	4,15	4,2	4,25
A.	♂				2						4				10				5	
	♀										1				4				4	
B.	♂						1								3		3		2	
	♀										1				1				2	
C.	♂	1		1					2	1	1		1	2	3	2	2	2	3	
	♀											1				1	3	2	3	1

		4,3	4,35	4,4	4,45	4,5	4,55	4,6	4,65	4,7	4,75	4,8	4,85	4,9	4,95	5,0	5,05	5,1	5,15
A.	♂					8						8				8			
	♀					6						8				17			
B.	♂			1				1											
	♀	2		1		3		2		2				1				1	
C.	♂	4	2	2	4		2	2			1	1		1					
	♀	1	3	3	2	3	5		3	2	1		1	1	1		1		1

		5,2	5,25	5,3	5,35	5,4	5,45	5,5	..	6,0	..	6,5	..	7,0	Ex.	Durchschnitt
A.	♂							1							46	4,42
	♀							5		6		1		1	53	4,98
B.	♂	1													12	4,21
	♀	1													17	4,50
C.	♂				1										41	4,22
	♀					1									40	4,48

[1] Frau Dr. G. DECKERT, Berlin, die uns freundlicherweise die angeführten Maße und Gewichte von Zwergfledermäusen aus dem Winterquartier in Rüdersdorf zur Verfügung stellte, gilt unser herzlicher Dank.

die HAAGEN und ARNOLD (1955) für im Kalkwerk Rüdersdorf überwinternde Zwergfledermäuse ermitteln konnten (Tab. 2). In Rüdersdorf halten sich jedoch Jung- und Alttiere gemeinsam auf, deren Maße nicht voneinander zu trennen waren, so daß sich ein Populationsquerschnitt überwinternder Zwergfledermäuse der verschiedensten Altersstufen ergibt. Dadurch wird es verständlich, daß bei der Gegenüberstellung der Durchschnittsmaße aus der Stadt Berlin von Invasionen stammender junger Zwergfledermäuse mit denen in Rüdersdorf gemessenen die Werte enger zusammenrükken, als wenn man ausschließlich Maße von Alttieren denen der Jungfledermäuse gegenüberhalten könnte. Schließlich haben weder EISENTRAUT (1957) noch wir beringte Zwergfledermäuse an gleicher Stelle bei sich wiederholenden Invasionen wiederfinden können, was ebenfalls indirekt darauf hindeutet, daß an diesen Invasionen nur Jungtiere beteiligt sind. Letztlich spricht auch das nahezu 1:1 betragende Geschlechtsverhältnis (genau 1:1,07) der an den Invasionen beteiligten Zwergfledermäuse dafür, vorausgesetzt, daß bei den Geburten ein ausgeglichenes Geschlechtsverhältnis vorliegt.

C. Die Stellen, an denen Invasionen auftraten

Die Einflüge fanden nur in einem ziemlich eng umrissenen Gebiet Berlins statt (Karte). Es betrifft in Berlin die Stadtbezirke Prenzlauer Berg, Weißensee und Pankow, ingesamt gesehen Stadtteile, die zu den ältesten in Berlin gehören, sowie vom 2. Weltkrieg arg in Mitleidenschaft gezogen wur-

den, was trotz der regen Bautätigkeit und Modernisierungsbestrebungen heute noch bemerkbar ist (Abb. 2). Diese Stadtteile bieten nicht nur den an den Invasionen beteiligten Tieren gute Unterschlupfmöglichkeiten, sondern sind auch für die Anlage von Wochenstuben außerordentlich prädestiniert.

Allen Wohnungen, in die Einflüge stattfanden, war gemeinsam, daß sie einen Balkon aufzuweisen hatten. Ein Zusammenhang zwischen einer wahrscheinlich durchschnittlichen Flughöhe der Zwergfledermäuse und der Einflughöhe in die Gebäude ließ sich nicht finden, obwohl von sieben Einflügen mindestens drei im 2. Stockwerk lagen; die Einflüge waren ansonsten mit Ausnahme von Parterrewohnungen im 1. bis 4. Stockwerk zu verzeichnen (zwischen etwa 5 bis 20 m Höhe).

Diskussion

Nach Natuschke (1960) und van den Brink (1957) kommen die jungen Zwergfledermäuse in der Regel Anfang Juni in recht umfangreichen Wochenstuben zur Welt und sind nach van den Brink (1957) nach 7 bis 8 Wochen, d. h. Anfang August, selbstän-



Abb. 2. Lage der Invasionsstellen von *Pipistrellus pipistrellus* in Berlin (Zeichnung: R. Zieger)

dig. Das ist etwa die Zeit, in der die ersten Invasionen gemeldet wurden. Wahrscheinlich — und dieses wäre in bekannten Wochenstuben der Zwerfledermäuse zu überprüfen — lösen sich die Wochenstuben in dieser Zeit in der Weise auf, daß die Jungtiere dieser sehr geselligen Fledermausart unter sich bleiben und zusammen oder in Gruppen die Wochenstubenkolonie verlassen (möglicherweise sogar vor den Alttieren). Die jungen Zwergfledermäuse versuchen, ein neues Quartier der Zeit zwischen dem Verlassen der Sommer- bis zum Aufsuchen der Winterquartiere zu beziehen, wobei der Nahrungsfaktor (siehe dazu Palasthy und Gaisler 1965) durchaus eine entscheidende Rolle spielen kann. Die Unerfahrenheit der jungen Zwergfledermäuse läßt sie dadurch an den „unmöglichsten Stellen" auftauchen und führt mitunter zu Verlusten (Nr. 2 und 4). Die Zeitspanne von Mitte bis Ende August in Berlin kann demnach dadurch zustande kommen, daß die Jungen in manchen Jahren früher, in anderen später geboren bzw. durch günstige oder ungünstige Ernährungsbedingungen der Alttiere, gesteuert durch Witterungseinflüsse, früher oder später selbständig werden. Gleiche Verhältnisse wirken sich in Europa in einem Gefälle von Westen nach Osten bzw. von Süden nach Norden aus, so daß die Invasion durchschnittlich im Osten und Norden später auftreten, d. h. in den Niederlanden und der westlichen Bundesrepublik sowie der ČSSR ab Ende Juli/Anfang August, in Schweden aber erst Ende August mit dem Auftreten der Invasionen gerechnet werden kann. Die unterschiedliche zeitliche Herkunft behindert eine endgültige Beurteilung zur Zeit, deshalb ist eine Bekanntgabe vergleichbarer Fälle möglichst aus einem bestimmten Jahr aus unterschiedlichen Teilen Europas wünschenswert. Vor allem wäre bei eventuellen weiteren Invasionen zu prüfen, ob es sich wie in Berlin ebenfalls nur um Jungtiere handelt, die daran beteiligt sind.

Sehr oft werden erstaunliche Zahlen (max. ca. 800 in Sindlar) bei Invasionsmeldungen genannt, was dadurch zustande kommen dürfte, daß die Zwergfledermäuse sehr stückreiche Wochenstuben mit Ausweichquartieren — Zwillingsgeburten sind außerdem bei dieser Art nicht selten (vergl. Natuschke 1960) — besiedeln, die sich traditionsgemäß (abgesehen von Störungen) immer an den gleichen Stellen befinden. Das erklärte auch, warum z. B. in Berlin diese Invasionen in einem ziemlich fest umrissenen Gebiet (Karte) immer wieder, z. T. in mehreren Jahren sogar in den gleichen Wohnungen auftreten. Der „Abzug" der jungen Zwergfledermäuse von den traditionsgemäßen Wochenstuben zu den Zwischenquartieren scheint also nur über relativ kurze Strecken vonstatten zu gehen. Was die Tiere jedoch bewegt, unter einer Vielzahl von Wohnungen in den Straßenzügen im folgenden Jahr genau dieselben anzufliegen, ließ sich noch nicht befriedigend klären. Oft werden Wohnungen im gleichen Jahr auch an mehreren Tagen hintereinander (z. B. in der Zelterstr. 6 mit Unterbrechung vom 14. bis 28. August 1964) aufgesucht, was möglicherweise wie bei den Alttieren mit dem Wiederaufsuchen eines Ausweichquartieres, in vielen Fällen auch nach voraufgegangener Störung (Verwehren des Einfluges oder Vertreibung aus der erwählten Wohnung) zusammenhängt. Daß die Zwergfledermäuse jedoch nicht immer eine bestimmte Wohnung zielgerichtet anfliegen, ersieht man aus den Angaben an den Plätzen 1 und 2, wo in Nachbarhäusern und -wohnungen etwa zur gleichen Zeit Zwergfledermäuse auftauchen. Da aber nicht immer ein Interesse seitens der Wohnungsinhaber gegenüber den für sie ungebetenen Gästen vorhanden ist, die Tiere oft kurzerhand getötet oder hinausbefördert wurden (vergl. auch Feldmann und Roer 1965; Anonymus 1965), erfährt man in den seltensten Fällen derartige Vorgänge selbst aus der unmittelbaren Nachbarschaft. Deshalb sollte man aus der bisher bekannten geringen Zahl von Einzelfällen, ja selbst aus dem wiederholten Auftauchen in Wohnungen in aufeinanderfolgenden Jahren nicht unbedingt ein zielgerichtetes Aufsuchen bestimmter Wohnungen ablesen wollen.

Zusammenfassung

Vergleichende Betrachtungen zwischen einigen Invasionen von Zwergfledermäusen in Berlin und bereits veröffentlichten gleichgelagerten Funden ergab:

1. Die frühesten (und durchschnittlichen) Einflugtermine in Europa verschieben sich von Westen nach Osten und von Süden nach Norden, von Ende Juli/Anfang August auf Ende August.
2. In Berlin waren nach unseren Befunden nur Jungtiere an den Invasionen beteiligt.
3. Die Invasionen erfolgten ausnahmslos in einem eng umgrenzten Altbaugebiet in Berlin. Die möglichen Ursachen dafür werden diskutiert.

Literatur

Anonymus (1965): Fledermäuse störten Polizei. Das Tier **5**, Heft 8, 46.

Bauer, K. (1960): Die Säugetiere des Neusiedlersee-Gebietes (Österreich). Bonn Zool. Beitr. **11**, 141—344.

Brink, F. H. van den (1957): Die Säugetiere Europas. Hamburg — Berlin.

Eisentraut, M. (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Gustav Fischer-Verlag Jena.

Feldmann, R., und Roer, H. (1964): Fledermausschutz. Myotis II, 14—17.

Haagen, G., und Arnold, J. (1955): Zur Überwinterung von *Pipistrellus p. pipistrellus* (Schreber, 1774). Säugetierk. Mitt. III, 122.

Heerdt, P. F. van, und Sluiter, J. (1960): Een invasie van de Dwergvleermuis *(Pipistrellus pipistrellus).* [Eine Invasion der Zwergfledermaus *(Pipistrellus pipistrellus)].* De Levende Natur, Arnhem, **63**, 48.

Natuschke, G. (1960): Heimische Fledermäuse. Neue-Brehm-Bücherei, Heft 269, Lutherstadt/ Wittenberg.

Palasthy, J., und Gaisler, J. (1965): Zur Frage der sogenannten „Invasionen" und Winterkolonien der Zwergfledermaus *(Pipistrellus pipistrellus* Schreber 1774). Zool. Listy **14**, 9—14 (tschech.).

Richter, H. (1958): Zur Fledermausfauna Mecklenburgs. Archiv d. Freunde der Naturgeschichte in Mecklenburg IV, 243—260.

Roer, H. (1960): Vorläufige Ergebnisse der Fledermaus-Beringung und Literaturübersicht. Bonn. Zool. Beitr. **11** (Sonderheft), 234—263.

Roer, H. (1963): Verluste einer Winterschlafgesellschaft von Zwergfledermäusen *(Pipistrellus pipistrellus)* im Winter 1962/63. Säugetierk. Mitt. **11**, 184—185.

Ryberg, O. (1947): Studies on bats and bats parasites. Bokförlaget Svensk Natur, Stockholm.

Anschrift der Verfasser: W. Grummt und J. Haensel, Berlin-Friedrichsfelde, Am Tierpark 41

A note on the occurrence of *Mellivora capensis* ssp. in Northern Saudi Arabia (Mellivorinae: Mustellidae)[1]

By R. E. Lewis and S. I. Atallah

Eingang des Ms. 8. 2. 1966

Through the courtesy of Mr. C. Hardwick and the Medical Department of the Trans-Arabian Pipeline Company a Honey Badger was recently obtained by the Museum of Natural History of the American University of Beirut. This animal is extremely rare, at least in the Arabian Peninsula. Conversations with bedouins and foreigners of long residence there indicate that the animal is seldom seen, even by hunters. It therefore

[1] Publication number 11 of the American University of Beirut, Museum of Natural History.

seems worth while to record this collection and mention some of the peculiarities of the species.

The specimen, an adult male, was collected on the grounds of the pumping station at Badanah (41° E × 31° N), Saudi Arabia, in November, 1964. It was frozen and later flown to Beirut for study. Dr. D. L. HARRISON, an authority on the mammals of the Arabian Peninsula, has examined it and states that it appears to be an intergrade between *M. capensis wilsoni* Cheesman, 1920, described from Ram Hormuz on the Iraq/Iran border and *M. capensis pumilio* Pocock, 1946, from Hadramaut, Southern Arabia.

Although the Honey Badger is mentioned by BODENHEIMER (1935, 1960) and by HATT (1959), neither author adds any authentic information to our knowledge of the distribution of the species. It is not mentioned by TRISTRAM (1885) as a member of the fauna of Western Palestine although BODENHEIMER (1935) states that it "... seems to inhabit the Negeb [Desert] and the Lower Jordan Valley up to Jerusalem. It is often sold in the streets of Jerusalem." Plate X, figure 3 of his work shows a photograph of a skin of unknow origin which the reader is compelled to assume came from somewhere in Palestine. The illustration is of interest since it shows that the color pattern is identical to the specimen from Badanah.

Figure 1 shows the color pattern of our specimen. The pelage is coarse, much like that of the European Badger, *Meles meles,* but the hairs are spaced closer together, except on the ventral surface. Individual hairs tend to be monochromatic from base to apex. As a result, the brownish-grey

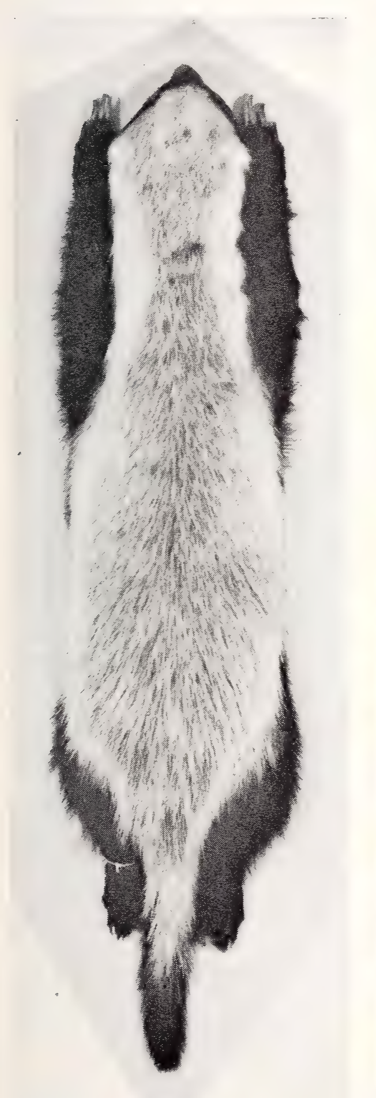


Fig. 1





Fig. 2



Fig. 3

mid-dorsal stripe is caused by an admixture of light and dark hairs. A few of the longer guard hairs in this region do posses minute dark tips but certainly contribute little to changing the color of the dorsal surface.

One of the most peculiar characters of this species is the shape of the *os penis*. To our knowledge this structure has never been illustrated. Figures 2 and 3 show it in dorsal and lateral view.

External and cranial measurements in millimeters for the specimen are as follows: total length, 788; tail, 246; hind foot, 108; ear, not measurable; greatest length of skull, 130; condylobasal length, 130; zygromatic breadth, 72.6; breadth of braincase, 61.8; interorbital constriction, 35; maxillary tooth row, 48.9; mandibular tooth row, 48.9; mandibular length, 82.2.

References

BODENHEIMER, F. S. (1935): Animal Life in Palestine. Jerusalem, pp. 1—506, 70 pls.
BODENHEIMER, F. S. (1960): Animal and Man in Bible Lands. Collection de travaux de l'Academie Internationale d'Histoire des Sciences no. 10, I—VIII, 1—232, Leiden.
HATT, R. T. (1959): The Mammals of Iraq. Miscl. Publ. Mus. Zool., Univ. Mich., no. 106, pp. 1—113, 6 pls.
TRISTRAM, H. B. (1885): The Flora and Fauna of Palestine. The Committee of the Palestine Exploration Fund, London, I—XXII, 1—455, 20 pls.

Authors' addresses: Dr. ROBERT E. LEWIS and Mr. S. I. ATALLAH, American University of Beirut, Beirut, Lebanon

Polydontie beim europäischen Luchs *(Lynx lynx* L.)

Von P. HELL

Eingang des Ms. 15. 3. 1966

Ich hatte Gelegenheit in den letzten 4 Jahren 62 Luchsschädel aus der Slowakei craniometrisch zu bearbeiten und habe dabei am Gebiß von 14 Schädeln, insgesamt also in 22,6 % der Fälle, Polydontie feststellen können.

Das Normalgebiß des Luchses hat die Formel $\frac{3\ 1\ 2\ 1}{3\ 1\ 2\ 1}$ und ist also weitgehend reduziert. Bei der festgestellten Polydontie hat es sich immer entweder um zusätzliche Prämolaren im Oberkiefer (57,1 %), oder um zusätzliche Molaren im Unterkiefer (42,9 %) gehandelt. Die zusätzlichen Zähne waren in 85,7 % der Fälle auf der rechten und in 14,3 % auf der linken Seite. Die Polydontie war bei 5 Katzen und 4 Kudern ausgebildet, bei weiteren 5 Tieren habe ich das Geschlecht nicht ermitteln können. Zusätzliche Schneidezähne habe ich nicht gefunden, doch KRATOCHVÍL (1965) beschreibt so einen Fall bei einem jungen Luchskuder aus der Slowakei. Zum Vergleich sei noch angeführt, daß MANVILLE (1963) bei den nordamerikanischen Luchsen die Polydontie nur in 2 Fällen von 2448 nachweisen konnte. Sie scheint also beim europäischen Luchs häufiger ausgebildet zu sein. DOLGOV & ROSSOLIMO (1964) haben bei Wölfen die Polydontie in 1,8 % der Fälle vorgefunden.

Die überzähligen Zähne habe ich meistens im Dauergebiß von jüngeren Tieren festgestellt und nur einmal im Milchgebiß eines Jungtieres. Bei älteren Luchsen habe ich aber öfters leere Zahnalveolen beobachtet, die davon zu zeugen scheinen, daß sie auch überzählige Prämolaren oder Molaren gehabt haben, die aber bereits herausgefallen

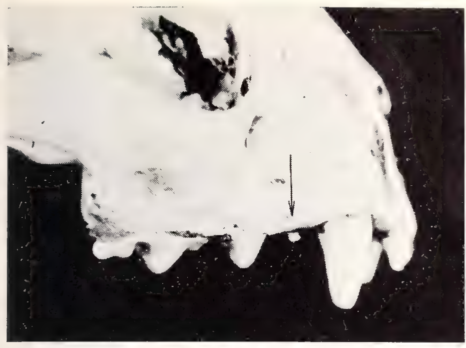
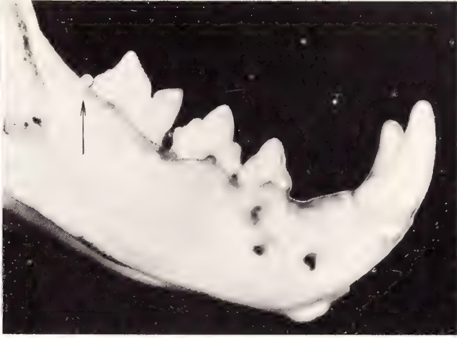



Abb. 1 (links). Überzähliger Prämolar, rechts oben — *Abb. 2 (rechts).* Überzähliger Molar, rechts unten (Aufnahmen: Jar. Kaššovicová)

sind. Es liegt also die Annahme nahe, daß diese zusätzlichen Zähne bei den Luchsen keine lange Dauer haben und sehr früh herausfallen. Es wird sich hier wohl um eine atavistische Erscheinung handeln.

Die zusätzlichen Zähne hatten im Dauergebiß ein Ausmaß von 1,8 bis 2,3 × 1,7 bis 2,5 mm, im Milchgebiß war der vorgefundene Prämolar 2 × 1 mm groß. An den beiliegenden Lichtbildern, die von 2 verschiedenen Schädeln angefertigt wurden, sind sie gut zu sehen.

Literatur

Dolgov, V. A., et Rossolimo, O. L. (1964): Slučaj anomalij v zubnoj sisteme volka, *Canis lupus* Linnaeus, 1758 (Dental Abnormalities in *Canis lupus* L.). Acta Theriologica, **8**, 16, p. 237—244, 2 pls.

Manville, R. H. (1963): Dental anomalies in North American Lynx. Ztsch. f. Säugetierkunde, **28**, p. 166—169, fig.

Kratochvíl, Z. (1965): Das Vorkommen von überzähligen Schneidezähnen bei dem Luchs, *Lynx lynx lynx* (L., 1758). Zoolog. listy, **14**, (2), p. 186—187, fig. 2.

Anschrift des Verfassers: Ing. P. Hell, Nitra, Štúrova 6, ČSSR

Zur Ernährung des Sumpfluchses, (*Felis chaus* Güldenstaedt, 1776) in Afghanistan

Im März 1966 erhielt das zoologische Institut der Universität Kabul kurz nacheinander 3 Sumpfluchse (*Felis chaus*), die an der Straße Jalalabad—Torkham, also nahe der Ostgrenze Afghanistans, bei etwa 600 m NN erlegt worden waren.

Ihre Mägen enthielten die Reste folgender Beutetiere:

Beutetier	Sumpfluchs Nr. I	II	III	Summe
Mus musculus	10	9	—	19
Nesokia indica	—	1	2	3
Rana (?) *ridibunda*	—	9	—	9

Diese Mageninhalte sind deshalb erwähnenswert, weil meist Vögel als überwiegende Nahrung von *Felis chaus* angegeben werden (Novikov, Ognev, Prater).

In den „Schilf"-Beständen bei Jalalabad in der Kabul-Niederung, die vermutlich den Vorzugsbiotop des Sumpfluchses bilden, gibt es keine Hühnervögel, die als Nahrung in Frage kämen. Nur an den trockenen Hängen der Umgebung ist eine Art, das Sandhuhn *(Ammoperdix griseogularis)*, verbreitet. Als größere Beutevögel kämen außerdem vor allem Bläßhühner *(Fulica atra)* und durchziehende Enten in Frage, denen aber offenbar Hausmäuse *(Mus musculus)*, Pestratten *(Nesokia indica)* und Frösche *(Rana ? ridibunda)* vorgezogen werden, die ganzjährig zur Verfügung stehen.

Wasserfrösche sah ich bei Jalalabad Ende Februar 1966 sehr zahlreich an toten Armen des Kabul-Flusses. Hausmäuse kommen in erstaunlicher Menge in jungen Getreidefeldern vor und besiedeln vermutlich auch das „Schilf" regelmäßig. Die Wühlhaufen der *Nesokia indica*, die ähnlich aussieht und lebt wie *Arvicola*, finden sich an den Böschungen aller Bewässerungsgräben. Diese Art bildet in tieferen Lagen auch die wichtigste Uhunahrung (Fraßreste von Jalalabad, Kandahar, Kala Bist).

Vermutlich ist *Felis chaus* in den tiefen Randlagen Afghanistans in nicht zu trockenen Gebieten weit verbreitet. Belege existieren bisher allerdings nur für die Gegend von Jalalabad im Osten und Maimana *(Felis chaus maimanah* Zukowsky) im Norden. Im Süden sah ich einen Sumpfluchs bei Kandahar am 10. 3. 1966, wie er etwa 20 m entfernt in einem Auwald am Arghandab-Fluß gegen 15.00 Uhr ruhig vorübertrottete.

Richtige Sümpfe sind die Lebensräume von *Felis chaus* meist nicht, sondern lediglich die verhältnismäßig luftfeuchten Randgebiete der größeren Flüsse, die im Frühjahr teilweise überschwemmt werden und mit *Salix*, Tamarisken und hohen, schilfähnlichen Gräsern bestanden sind. Aber auch in unübersichtlichen Felsen sah ich westlich von Jalalabad einen Sumpfluchs im Mai 1965 am Rande des Darontah-Stausees.

Literatur

Novikov, G. A. (1956): Carnivorous Mammals of the Fauna of the USSR. Translated by: Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1962.

Ognev, S. I. (1935): Mammals of USSR and Adjacent Countries III, Fissipedia and Pinnipedia. Translated by: Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem 1962.

Prater, S. H. (1965): The book of Indian Animals. 2nd edition, Bombay.

Dr. Jochen Niethammer, Bonn

Subspecies validity and range change of the ruffed lemur

By Clyde A. Hill

Eingang des Ms. 8. 12. 1965

The variations in pelage color and markings of the Ruffed Lemur have long been known. Forbes (1894) and Elliot (1912) maintained that the black and white markings of this species are extremely variable in arrangement and apparently represent purely individual variation. However, Schwarz (1931) was rather disinclined to believe the great individual variation which Elliot supported. Schwarz stated that if a series from a single locality is examined the rule would be that they are more or less alike. He agreed with Geoffroys (1851) three subspecies – „varieties *a*, *b* and *c*."

However, he postponed naming these subspecies until more material with exact localities for comparison was made available. OSMAN HILL (1953) agreed to the principle of three subspecies. He listed *Lemur variegatus variegatus* Kerr, 1792, as synonymous to GEOFFROYS variety *a* and indicated that there is a red mutant to this form. The red mutant has also been known as *Lemur variegatus ruber* E. GEOFFROY, 1812. OSMAN HILL proposed the name *Lemur variegatus editorum* for GEOFFROYS variety *b* and listed *Lemur variegatus subcinctus* (A. Smith, 1833) as synonymous to GEOFFROYS variety *c*. PETTER (1962) separated the ruffed lemur from the genus *Lemur* and placed it in the genus *Varecia*. The generic change was based on skull formation, body size and behavior pattern particularly after the birth of its young. PETTER listed four subspecies: *variegatus* Kerr, 1792, *ruber* E. Geoffroy, 1812, *subcinctus* (A. Smith, 1833) and *editorum* as proposed by OSMAN HILL in 1953.

It seems that the chief characteristics for subspecies determination are the color and markings on various parts of the back. The northern subspecies, *variegatus*, is described as having a completely white back. In addition, there is a red mutant to *variegatus*, also known as subspecies *ruber*, wherein most of the white areas are replaced by red except for a white patch at back of the neck and a white garter around each ankle. An adjacent subspecies, *editorum*, found on the plateau of the interior of Northeast Madagascar (Malagasy) is similar to *variegatus* except it is black between the shoulders. The southern subspecies, *subcinctus*, has a black back except for a band of white in the middle and a smaller, white band near the tail.

On 14 January 1965, the San Diego Zoological Garden received a pair of ruffed lemurs which, from their markings, were definitely the northern subspecies. Both animals were completely white backed. However, both were captured, according to the collector, in areas that are clearly in the black backed *subcinctus* territory. The male was captured in the forest of Rendrirendry on the way to Ivoloina approximately 45 kilometers north of Tamatave, Madagascar. This area is near OSMAN HILLS proposed southern limit of the southernmost subspecies. The female was captured even farther south than the male as she was taken approximately 120 air kilometers southwest of the southern limit for the species, again as given by OSMAN HILL. She was caught in the Manakambahiny forest in the Province of Ambatondrazaka, approximately 120 air kilometers southwest of Tamatave. Observations by ATTENBOROUGH (1961) in his popular book „Zoo Quest to Madagascar“ indicate that the range of the ruffed lemur should be pushed even further southwest than the San Diego Zoological Garden record. ATTENBOROUGH observed and photographed a ruffed lemur near the village of Perinet, 140 air kilometers southwest of Tamatave.

The ruffed lemur has been recorded south of Tamatave before ATTENBOROUGH's and the Diego Zoological Gardens experience but this information was omitted from ELLIOTS, SCHWARZ and OSMAN HILLS works. POLLEN (1868) gave the distribution of this species as the forested region between Tintingue, Tamatave and Tananarive and KAUDERN (1915) also recorded specimens from south of Tamatave.

The San Diego Zoological Garden specimens support FORBES and ELLIOTS belief that the black and white markings of this species show extremely great individual variation. Unless some feature other than the markings on the back is designated for subspecies determination it seems that *subcinctus* and *editorum* may well be invalid. The range for this species should also be extended south from Tamatave, 18° S to Perinet or 19° S.

Literature

ATTENBOROUGH, D (1961): Zoo Quest to Madagascar. Lutterworth Press, London, pp 140—41.
ELLIOT D. G. (1912): A Review of the Primates, Vol I. American Museum of Natural History, New York, p 161.

FORBES, H. O. (1894): Handbook of the Primates. Vol I (in ALLENS Naturalists' Library) London.
GEOFFROY, I. (1851): Cat. methodique, Primates, Paris, p. 71.
HILL, W. C. OSMAN (1953): Primates, Comparative Anatomy and Taxonomy. Vol I. Interscience Publishers, New York, pp. 394—401.
KAUDERN, W. (1915): Säugetiere aus Madagaskar. Arkiv f. Zoologi, Vol IX, no. 18, p. 43.
PETTER, J. J. (1962): Recherches sur L'Ecologie et L'Ethologie des Lemuriens Malagaches. Memoires du Museum National D'Histoire Naturelle. Nouvelle Serie, Serie A, Zoologie, Tome XXVII Fascicule 1, p. 32.
POLLEN, F. P. L. (1868): Notices sur quelques autres mammifères habitant Madagascar et les iles voisines. In: Recherchers sur la faune de Madagascar et de ses dèpendances, d'après les decouvertes de FRANÇOIS P. L. POLLEN et D. C. VAN DAM, pt. 2, p. 21.
SCHWARZ, E. (1931): A Revision of the Genera and Species of Madagascar Lemuridae, Proceedings of the Zoological Society of London. p. 417.

Authors address: CLYDE A. HILL, Associate Curator, Zoological Garden San Diego, San Diego, Calif., U.S.A.

Sehschärfe (Minimum separabile), Dressurverhalten und vergleichende Augenlinsenmessungen beim Waldlemming (*Myopus schisticolor* Lillj.) und Berglemming (*Lemmus lemmus* L.)

Von H. und M. RAHMANN

Aus dem Zoologischen Institut der Universität Münster (Westf.)
Direktor: Prof. Dr. h. c. B. Rensch

Eingang des Ms. 1. 11. 1965

Einleitung

Der skandinavische Berglemming (*Lemmus lemmus* L.) sowie der Waldlemming (*Myopus schisticolor* Lillj.) weisen in ihrer Ökologie, besonders der Nahrungsökologie, und in ihrem Wanderverhalten bemerkenswerte Parallelen auf. Bei beiden Arten findet ein ausgeprägter saisonaler Biotopwechsel statt, der weitgehend bedingt ist durch den jahreszeitlichen Wechsel der wichtigsten für die Nahrung in Frage kommenden Moose und Gramineen. In Jahren starker Vermehrung scheint bei beiden Arten dieser saisonale Biotopwechsel mit bestimmend zu sein für die bekannten Fernwanderungen, die beim Waldlemming allerdings nicht so ausgeprägt sind wie beim Berglemming (KALELA, 1963 a).

Der natürliche Lebensraum von Berg- und Waldlemming ist recht verschieden. Für den Berglemming bilden die mehr offenen Moorflächen den typischen Sommerbiotop und die alpinen Schneeböden den Winterbiotop; nur übergangsweise ist *Lemmus* im Herbst auch in unvermoorten, moosreichen Wäldern zu finden (KALELA, 1963 b). In diesen Biotopen legt *Lemmus* Laufwechsel an, die mit Ausnahme der Nestzugänge in den Moospolstern weitgehend als Trampelpfade auf der Moosoberfläche verlaufen. — Für den Waldlemming stellen hingegen die Bruchmoore den typischen Sommerbiotop und die moosreichen Fichtenwälder den Winterbiotop dar (KALELA, 1963 b). Nach Mitteilung von FRANK lebt *Myopus* hier in der Moos- und *Vaccinium*-Zone in engster Bindung an ein System von selbstangelegten, tiefen Laufgängen, die größtenteils un-

terhalb der Moosdecke verlaufen, aber auch auf dieser, wobei sie dann aber als Hohlwege tief eingeschnitten sind.

Mit Hilfe der Dressurmethode konnten wir durch Bestimmung des Minimum separabile mit 36‘ für den Berglemming eine für Nagetiere recht gute Sehschärfe ermitteln (RAHMANN und ESSER, 1965). Da uns einige *Myopus*-Exemplare zur Verfügung standen, erschien eine vergleichende Untersuchung der Sehschärfe beim Waldlemming besonders im Hinblick auf das oben angeführte ähnliche Wanderverhalten interessant. Es war auch möglich, bei diesen nahe verwandten Arten von unterschiedlicher Körpergröße und anderen Biotopansprüchen vergleichende Augenbulbus- und Linsen-Messungen durchzuführen (vgl. RENSCH, 1948), um hieraus genauere Rückschlüsse auf die Bedeutung des Gesichtssinnes für diese beiden Kleinsäugerarten mit dem so ausgeprägten Wanderverhalten ziehen zu können.

Herrn Dr. F. FRANK, Biolog. Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft, Oldenburg i. O., sei an dieser Stelle für die Überlassung einiger Waldlemminge, das Augenmaterial, sowie für mancherlei Ratschläge herzlich gedankt.

Material und Methode

Versuchstiere und deren Haltung. Als Versuchstiere dienten für die Sehschärfenuntersuchungen 6 weibliche, 22—27 g schwere adulte Waldlemminge, die als F_1-Generation der Nachzucht aus Wildfängen von Fr. FRANK, Oldenburg, entstammten. Die Tiere wurden zusammen mit anderen, für diese Versuche nicht verwendeten, in einem ungeheizten Raum des Instituts in 100×55×35 cm großen Drahtkäfigen zu je 4 bzw. 2 Exemplaren gehalten. Jeder Käfig enthielt ein 10×10×10 cm großes Schlafkästchen, ferner zum Unterschlupf eine Laufröhre aus Ton und ein kleines Wasserbecken. Die Käfige waren mit Torfmull ausgestreut und wurden täglich mit frischem Rotstengelmoos *(Entodon schreberi)* ausgelegt. Außer diesem Moos waren verschiedene Grasarten, Weißklee und vor allem Äpfel die Hauptnahrung.

Versuchsablauf und Versuchsapparatur. Die Waldlemminge wurden in derselben Apparatur dressiert, in der früher schon Goldhamster und Berglemminge auf ihre Sehschärfe hin untersucht worden waren (RAHMANN, 1961, RAHMANN und ESSER, 1965). Die Tiere hatten von einer Startkammer aus in eine Wahlkammer zu laufen, an deren Ende 2 bewegliche Klapptüren befestigt waren, auf denen die zu erlernenden, photographisch hergestellten Dressurmuster angebracht waren (Abb. 1). Hierbei konnten die Dressurzeichen in einem zuvor festgelegten, unregelmäßigen Seitenwechsel ausgetauscht werden, um dadurch Rhythmusdressuren entgegenwirken zu können. Die Wahltüren führten in eine Umkehrkammer, von der aus die Tiere durch Seitengänge wieder zur Startkammer zu einer neuen Wahl zurückgelangen konnten. Da die Waldlemminge in der Wahlapparatur kein Futter annahmen, mußten sie anfänglich durch Blasen mit einem Gummibalg zum Laufen angetrieben werden. Später schien das ungehinderte Laufen durch die Apparatur für die Tiere Anreiz genug darzustellen. Während der Lernphase (30 Läufe pro Tag und Tier) auf das Ausgangsmuster blieb das Wahltürchen mit dem Negativmuster geschlossen, beim Lerntest war aber auch dieses passierbar. Die Dressurmuster waren

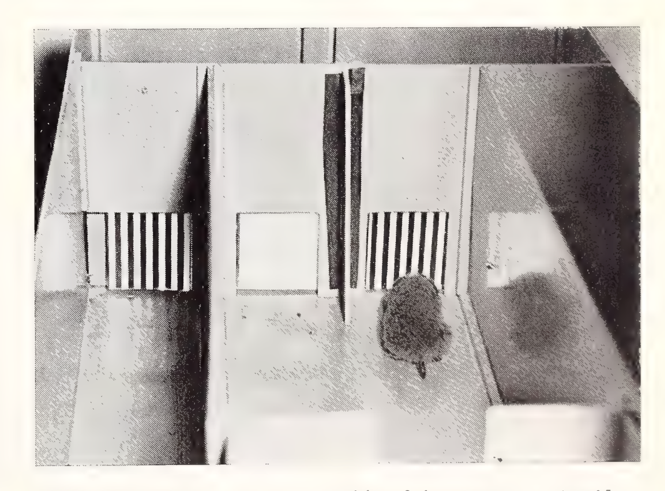


Abb. 1. Waldlemming bei der Wahl auf das Muster = Streifenraster von 5 mm (positiv) gegen helligkeitsgleiche Graustufe (negativ)

von oben durch diffuses Leuchtstoffröhrenlicht einheitlich mit 3 Lux ausgeleuchtet. Die Dressuren wurden (in der Zeit vom 10. 5 bis 12. 7. 1965) abends von etwa 21.30 bis 23 Uhr durchgeführt, da in dieser Zeit der Beginn der nächtlichen Aktivitätsphase lag.

Statistische Kontrolle der Dressurergebnisse. Die statistische Signifikanz der Richtigwahlen wurde nach den Tabellen von S. Koller (1953) berechnet. Dabei wurde als Lernkriterium ein Prozentsatz von 78,5% Richtigwahlen für 30 Läufe pro Tier und Tag auch bei der Berechnung der Mittelwerte von 6 Tieren zugrunde gelegt, wodurch die Sicherheit der Aussage noch erhöht wird.

Vergleichende Augenlinsen- und Bulbus-Messungen. In Anlehnung an die Untersuchungen von Rensch (1948) führten wir bei beiden Arten vergleichende Augenbulbus- und Linsen-Untersuchungen durch. Hierbei wurden die Augen von Formol- (10%) und Alkohol-fixierten Tieren zunächst vom anhaftenden Binde- und Muskelgewebe gesäubert. In der jeweiligen Fixierungsflüssigkeit wurde mit Hilfe einer graduierten Pipette (1 ml unterteilt in 100 Einheiten) zunächst das Bulbusvolumen und nach Herauspräparieren und Säubern der Linsen das Linsenvolumen bestimmt. Anschließend wurde mikroskopisch mit Hilfe des Meßokulars die durchschnittliche Linsendicke und der Linsendurchmesser bestimmt.

Ergebnisse

a. Andressur

An 4 Tagen wurden alle 6 Waldlemminge zunächst mit der Wahlapparatur vertraut gemacht, wobei sie besonders das Öffnen der noch nicht mit einem Dressurmuster versehenen Klapptüren und das Rücklaufen zur Startkammer zu erlernen hatten. Am 5. Tage wurden den Tieren erstmals das Ausgangsmuster, 5 mm breite schwarze und weiße Längsstreifen (= positiv, offene Wahltür) gegen die photometrisch ermittelte helligkeitsgleiche Graustufe 5 der Baumann-Serie (= negativ, bis auf den Lerntest stets verschlossen) geboten. Schon am 8. Tage der Dressur auf dieses Muster hatten die 6 Waldlemminge die Signifikanzgrenze überschritten (Abb 2). Vom 10. Dressurtage an wurde der Wahlraum vor den Dressurmustern durch Einfügen verschieden breiter Trennwände geteilt, um hierdurch für die Tiere einen definierten Wahlabstand zu erzielen. Bei einem Wahlabstand von 6 cm zeigten alle Tiere einen deutlichen Leistungsabfall. Als der Abstand hiernach jedoch auf 4 cm verringert wurde, zeigten die Waldlemminge mit durchschnittlich 86,6% Richtigwahlen im Lerntest recht gute Ergebnisse.

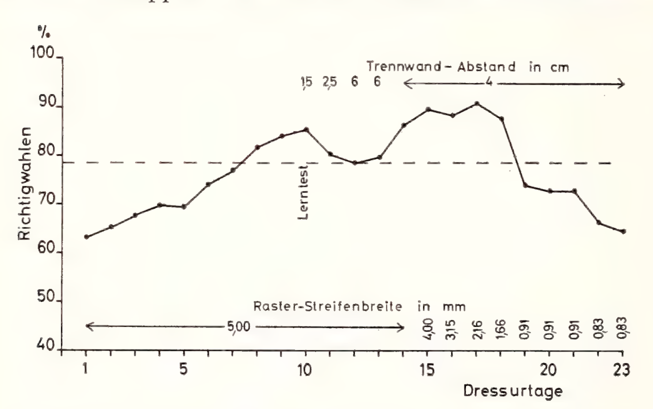


Abb. 2. Durchschnittliche Lernkurve und Ausfall der Sehleistungsuntersuchungen von 6 Waldlemmingen. Ordinate: Prozentsatz an Richtigwahlen, Abszisse: Dressurtage. Waagerechte unterbrochene Linie: Signifikanzgrenze für 30 Läufe pro Tier (Übrige Angaben im Text).

b. Sehschärfe (Minimum separabile)

Im folgenden wurde nun bei gleichbleibendem Wahlabstand von 4 cm die Streifenbreite des Positivmusters sukzessive verringert, um auf diese Weise die Grenze des Auflösungsvermögens zu erfassen, an der die Streifen in der Wahrnehmung der Tiere zu

Tabelle 1

Ergebnisse der Sehschärfeuntersuchungen bei 6 Waldlemmingen

Wahlabstand 4 cm. Statistisch signifikante Prozentzahlen (für 30 Läufe) sind fett gedruckt

Dressur-tag	Raster-streifenbreite in mm	Seh-winkel	Positivwahlen in %						Durchschnitt der Positiv-wahlen in %
			Vt 1	Vt 2	Vt 3	Vt 4	Vt 5	Vt 6	
Lerntest	5,50	7° 48'	**93,3**	80,0	**96,6**	**96,6**	70,0	80,0	**86,6**
15	4,00	5° 47'	**90,0**	**90,0**	**93,3**	**93,3**	**90,0**	**83,3**	**89,9**
16	3,15	4° 30'	**90,0**	**90,0**	**90,0**	**93,3**	**90,0**	76,6	**88,3**
17	2,16	3° 05'	**86,6**	**93,3**	**90,0**	**96,6**	**90,0**	**90,0**	**91,0**
18	1,66	2° 23'	**93,3**	**90,0**	80,0	**90,0**	**93,3**	80,0	**87,7**
19	0,909	1° 18'	**80,0**	73,3	63,3	70,0	**80,0**	80,0	74,4
20	0,909	1° 18'	**83,3**	76,6	60,0	63,3	**80,0**	76,6	73,3
21	0,909	1° 18'	**90,0**	**83,3**	63,3	60,0	63,3	80,0	73,3
22	0,83	1° 11'	73,3	**83,3**	76,6	53,3	66,6	66,6	66,6
23	0,83	1° 11'	60,0	63,3	60,0	60,0	73,3	70,0	64,4

einem einheitlichen Grau gleicher Helligkeit wie dem des Negativmusters verschmelzen. Aus Abb. 2 sowie Tab. 1 ist zu ersehen, daß die Sehleistungen der Tiere bei einer Streifenverringerung von 5 mm bis auf 1,66 mm gleichbleibend gut waren. Bei weiterer Verringerung auf 0,909 mm (entsprechend einem Sehwinkel von 1° 18') sanken die Durchschnittswerte der Leistungen jedoch deutlich ab. Auch nach 2tägiger Nachdressur blieben 2 Tiere mit ihren Werten unterhalb der Signifikationsgrenze. Als schließlich die Streifenbreite am 22. Dressurtag weiter auf 0,83 mm (entsprechend einem Sehwinkel von 1° 11') verringert wurde, beherrschte nur noch 1 Vt anfänglich diese Aufgabe, um bei der Nachdressur hierauf am folgenden Tag wie die anderen Exemplare völlig zu versagen. *Damit dürfte also für Myopus das Minimum separabile mit einem Bestwert von 1° 11' bei einem Wahlabstand von 4 cm und einer Beleuchtungsstärke von 3 Lux erreicht sein.*

c. Dressurverhalten

Gegenüber dem s. Z. von uns untersuchten Berglemming erwiesen sich die Waldlemminge erheblich weniger zur Dressur geeignet, obgleich die Waldlemminge in der Gefangenschaft geboren, also keine direkten Wildfänge wie die Berglemminge waren. Trotzdem erforderte speziell die Andressur bei *Myopus* viel mehr Geduld. Besonders auffällig war, daß sich die Waldlemminge mit Ausnahme eines Tieres meist in der Dressurapparatur zu verstecken suchten. Da sie sich hier aber nicht wie sie es sonst gewohnt sind, eingraben konnten, versuchten sie, sich in die Ecken zu drücken. Nur ein Tier der sechs brauchte vor allem während des Rücklaufes in die Startkammer nicht angetrieben zu werden, da es von sich aus sehr zügig durch die Apparatur lief. Im übrigen verhielten sich die Waldlemminge insgesamt einheitlicher, wenn sie auch langsamer lernten als die Berglemminge.

d. Vergleichende Augenlinsen- und Augenbulbus-Messungen

Da der körperlich größere Berglemming mit 36' unter den gleichen Bedingungen eine etwa doppelt so gute Sehschärfe aufwies wie der Waldlemming mit 71', schien es interessant, die Augen beider Arten auf ihre relativen Linsenvolumina und relativen Linsendicken hin zu untersuchen. Die Messungen wurden durchgeführt an 21 Formol- und 4 Alkohol-fixierten *Myopus*augen sowie an 6 Formol- und 25 Alkohol-fixierten *Lemmus*augen. Augen von frisch getöteten Tieren standen leider nicht zu Verfügung.

Tabelle 2

Bulbusvolumen, Linsenvolumen und relatives Linsenvolumen von *Lemmus lemmus* und *Myopus schisticolor*

Art	Anzahl untersuchter Augen		Durchschn. Bulbusvolumen in ml		Durchschn. Linsenvolumen in ml		Linsenvolumen in % des Bulbusvol.	
	F.[1]	A.[1]	F.	A.	F.	A.	F.	A.
Lemmus	6	25	0,0175	0,0138	0,0025	0,0025	14,3	18,1
Myopus	21	4	0,0121	0,0083	0,0028	0,0020	23,6	24,1

[1] F — Formolfixation, A — Alkoholfixation.

Tabelle 3

Linsenmaße und relative Linsendicke von *Lemmus lemmus* und *Myopus schisticolor*

Art	Anzahl untersuchter Augen		Durchschn. Linsendurchmesser in mm		Durchschn. Linsendicke in mm		Linsendicke in % des Linsendurchmessers	
	F.[1]	A.[1]	F.	A.	F.	A.	F.	A.
Lemmus	6	25	1,89	1,86	1,49	1,47	78,8	79,4
Myopus	21	4	1,76	1,72	1,54	1,45	87,5	84,3

[1] F — Formolfixation, A — Alkoholfixation.

Der Tabelle 2 ist zu entnehmen, daß der kleinere Waldlemming mit 23,6 bzw. 24,1 % des Bulbus gegenüber dem nächstverwandten, größeren Berglemming mit 14,3 bzw. 18,1 % relativ größere Linsen hat. Dieses Ergebnis ist unabhängig von der Art der Fixation. Mit dieser relativen Linsenvergrößerung geht eine relative Linsenverdickung bei *Myopus* gegenüber *Lemmus* einher (Tab. 3). Bei *Lemmus* beträgt die relative Linsendicke (d. h. die absolute Linsendicke in Prozent des Linsendurchmessers) 78,8 bzw. 79,4 % und bei *Myopus* dagegen 87,5 bzw. 84,3 %. *Beim körperlich kleineren Waldlemming hat also die Linse eine kugeligere Gestalt als beim Berglemming.*

Diskussion

Die vorliegenden Dressurergebnisse zeigten, daß der Waldlemming gegenüber dem Berglemming nur ein etwa halb so gutes optisches Auflösungsvermögen besitzt. Mit einem Minimum separabile von 71 Winkelminuten hat *Myopus* innerhalb der Nagetiergruppe den schlechtesten bisher bekannten Sehwert. Es folgen der Goldhamster mit 64', die weiße Ratte mit 52' bzw. 40', der Berglemming mit 36' und schließlich die graue Ratte mit 26' bzw. 20'. Mit 71' dürfte *Myopus* damit überhaupt an der unteren Grenze der Sehschärfe unter allen bisher auf ihr Sehvermögen hin geprüften 19 Säugern liegen (vgl. tabellarische Zusammenstellung über Säuger-Sehschärfen bei Rahmann und Esser, 1965).

Diese schlechte Sehleistung des Waldlemmings findet eine Erklärungsmöglichkeit in der Struktur des optischen Apparates. Der Waldlemming hat von den bisher untersuchten Microtinen die kugeligsten Augenlinsen. So beträgt die relative Linsendicke bei der größten untersuchten Art, der Ostschermaus, *Arvicola scherman,* 80,0 %; bei der Feldmaus, *Microtus arvalis,* 81,2 %; bei der Rötelmaus, *Clethrionomys glareolus,* 81,8 % (Rensch, 1948); beim Berglemming je nach Fixation 78,8 bzw. 79,4 % und

schließlich beim Waldlemming 87,5 bzw. 84,3% (Tab. 3). Außerdem hat *Myopus* gegenüber *Lemmus* im Vergleich zum Augenbulbus relativ größere Augenlinsen. Hiernach bestätigt sich also auch für die beiden Lemmingarten die von RENSCH 1948 formulierte Regel, wonach kleinere Warmblüter eine relativ größere und kugeligere Linse haben als verwandte größere Arten. Die Augen von *Myopus* sind also auf Grund der kugeligen Gestalt der Linse und deren relativer Größe im Bulbus gegenüber den Augen der größeren Microtinen mit den etwas mehr abgeflachten Linsen benachteiligt, weil sie nur zu einer recht geringen Akkomodation fähig sein können. Bei den Dressurversuchen wirkt sich dieses darin aus, daß für *Myopus* der optimale Wahlabstand niedriger sein mußte als bei *Lemmus,* nämlich 4 cm gegenüber 6 cm.

Diese Daten über die Sehschärfe und die Messungsergebnisse am optischen Apparat vom Berg- und Waldlemming lassen sich gut vereinbaren mit den einleitend angeführten Angaben über die Biologie der beiden Arten. Der Berglemming mit dem recht guten Sehvermögen lebt größtenteils sichtbar an der Bodenoberfläche und ist durch seine Größe und auffällige Färbung weithin erkennbar. Ihn kennzeichnet ein ausgeprägtes Flucht- und Aggressivverhalten. Der unauffällig gefärbte *Myopus* dagegen lebt weitgehend unsichtbar unterhalb der Oberfläche in einem selbstangelegten Röhren- und Gangsystem. Schlechtere Sehleistungen sind hier nicht weiter von Nachteil. Das Auge ist auf eine optimale Helligkeitsausnutzung eingestellt. Auch ist beim unscheinbaren Waldlemming das Feind- und Aggressivverhalten wesentlich schwächer entwickelt.

Möglicherweise ist auf der Grundlage des schlechten Sehvermögens des Waldlemmings auch erklärlich, daß dieser nicht zu so ausgedehnten Fernwanderungen in Jahren der Massenvermehrung neigt wie der Berglemming.

Zusammenfassung

1. An 6 weiblichen, adulten Waldlemmingen *(Myopus schisticolor,* Lillj.) wurde mit Hilfe der Zweifachwahl-Dressurmethode die Sehschärfe (Minimum separabile) bei 3 Lux Beleuchtungsstärke und 4 cm Wahlabstand mit 71 Winkelminuten als bestem Wert ermittelt.
2. Im Vergleich zum Berglemming (*Lemmus lemmus* L.) zeigte sich der Waldlemming für Dressurstudien wesentlich weniger geeignet.
3. Vergleichende Augenlinsen- und Augenbulbus-Messungen bei *Myopus* und *Lemmus* ergaben, daß der gewichtsmäßig kleinere Waldlemming gegenüber dem Berglemming über relativ größere Augenlinsen verfügt und diese eine kugeligere Gestalt haben. Dem Waldlemming gestattet dies nur ein Scharfsehen auf kurze Entfernungen.
4. Die Bedeutung des optischen Sinnes beider Lemmingarten für das Verhalten im Biotop sowie für die Fernwanderungen wird erörtert.

Summary

1. The *minimum separabile* was tested in 6 adult female wood lemmings *Myopus schisticolor* Lillj.) by means of the training method with 71 angle minutes (choice distance: 4 cm; lighting intensity: 3 lux).
2. In comparison to the skandinavian mountain lemming (*Lemmus lemmus* L.) *Myopus* was not so suitable for training studies.
3. Comparing measurements of eyelenses and eyebulbs from *Myopus* and *Lemmus* showed that the smaller *Myopus* has relatively larger and more spherical eyelenses than *Lemmus,* so that *Myopus* can see sharp only over short distances.
4. The significance of the optic sense of both lemming species for the behavior and especially for their migration is discussed.

Literatur

KALELA, O., 1963 a: Die geographische Verbreitung des Waldlemmings und seine Massenvorkommen in Finnland. Arch. Soc. „Vanamo" **18,** Suppl., 9—16.

KALELA, O., 1963 b: Zum Vergleich der Wanderungen des Wald- und Berglemmings. Arch. Soc. „Vanamo" **18,** Suppl., 81—90.

Koller, S., 1953: Graphische Tafeln zur Beurteilung statistischer Zahlen, 3. Aufl., Darmstadt.
Rensch, B., 1948: Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. Zool. Jb. Physiol. **61**, 337—412.
Rahmann, H., 1961: Einfluß des Pervitins auf Gedächtnisleistungen, Verhaltensweisen und einige physiologische Funktionen von Goldhamstern. Pflügers Archiv ges. Physiol. **273**, 247—263.
Rahmann, H., und Esser, M., 1965: Bestimmung der Sehschärfe (Minimum separabile) sowie Dressurverhalten des skandinavischen Berglemmings (*Lemmus lemmus* L.). Z. Säugetierkunde **30**, 47—53.

Anschrift der Verfasser: Dr. H. Rahmann und Dr. M. Rahmann-Esser, Zoologisches Institut der Universität Münster, 44 Münster, Badestraße 9

Über die Artbestimmung von *Neomys*-Mandibeln mit Hilfe der Fisherschen Diskriminanz-Analyse

Von Harald Pieper

Eingang des Ms. 23. 5. 1965

In den letzten Jahren erschienen mehrere Arbeiten, die sich mit den Möglichkeiten der Bestimmung von *Neomys f. fodiens* (Schreber, 1777) und *N. anomalus milleri* Mottaz, 1907 nach Schädel- und anderen Skelett-Merkmalen befassen (Buchalczyk & Raczynski 1961, Bühler 1964, Richter 1965) vgl. auch Pucek 1964. Der Hauptzweck dieser Bemühungen war es, die Kenntnis von der Verbreitung der Sumpfspitzmaus in Mitteleuropa erweitern zu helfen.

Bühler versuchte unter Verknüpfung dreier Mandibelmaße zu einem Komplex-Merkmal mit Hilfe der Fisherschen Diskriminanz-Analyse eine optimale Trennung der beiden Arten zu ermöglichen.

Um mir hierüber selbst ein Urteil bilden zu können, untersuchte ich zwei größere Serien von *Neomys*-Mandibeln aus Schleiereulen-Gewöllen, deren Beschaffung ich Herrn H. Langer (Fulda) zu verdanken habe. Das Material stammt aus Purbach am Neusiedler See sowie aus Kerzell und Flieden, zwei 10 km voneinander entfernten Orten im Kreise Fulda.

Ohne an dieser Stelle die faunistischen Aspekte des Nachweises von *N. anomalus milleri* in Osthessen, die einzelnen erhaltenen Meßwerte sowie die Problematik der von Bühler angewandten Methode näher zu beleuchten, seien mir einige grundsätzliche Bemerkungen zu genannter Arbeit gestattet.

Unter Hinweis auf die Ergebnisse von Buchalczyk & Raczynski vermutet der Autor, daß die Unterkieferasthöhe bei *milleri* nach Nordosten hin ab-, bei *fodiens* hingegen zunimmt. (In Polen ist es möglich, beide Arten allein an der Mandibelhöhe zu unterscheiden.) Nach Erkennen dieser geographischen Variabilität der Maße scheint es mir nicht empfehlenswert, Material aus Holland, Österreich, der Tschechoslowakei und verschiedenen Teilen Deutschlands zusammenzuwerfen, wie Bühler es tut. Da die Berechnung des Komplex-Merkmales X, und damit auch des Trennwertes K, letzten Endes von der Differenz der Mittelwerte der beiden zu vergleichenden Serien sowie ihrer Standard-Abweichungen abhängt, ist es aus oben Gesagtem m. E. ersichtlich, daß dem Trennwert 18,43 keine allgemeine Gültigkeit zukommt und nicht etwa als „Gattungs-Konstante“ aufzufassen ist. Wie Bühler selbst bei der Diskussion der Anwen-

dungs-Möglichkeiten der Diskriminanz-Analyse im Hinblick auf das *Crocidura sicula*-Problem hervorhebt, ist es nur sinnvoll, sympatrische Populationen miteinander zu vergleichen. Daher sind von Serie zu Serie jeweils neue Trennwerte zu berechnen.

Als Beispiele für die Veränderlichkeit der Mandibelhöhen-Maße seien die Mittelwerte und Standard-Abweichungen der beiden mir vorliegenden Serien sowie der polnischen Tiere (nach BUCHALCZYK & RACZYNSKI) angeführt:

	N. fodiens			*N. anomalus*			
	n	M	s	n	M	s	
Neusiedler See	175	5,01	0,145	75	4,24	0,115	
Fulda	169	4,92	0,157	21	4,10	0,105	Maße in mm
Bialowies	201	5,03	0,149	218	4,02	0,106	

Es wäre sicherlich reizvoll, die vermutete klinale Variabilität der Mandibel-Maße sowie des Trennwertes K kartographisch nach Art einer Isophänen-Darstellung zusammenzustellen. Leider stößt jedoch die Beschaffung größerer Serien von *anomalus* in Mitteleuropa auf einige Schwierigkeiten, obwohl die Art noch an vielen Orten unentdeckt neben *fodiens* vorkommen mag.

Literatur

BUCHALCZYK, T., & RACZYNSKI, J. (1961): Taxonomischer Wert einiger Schädelmessungen inländischer Vertreter der Gattung *Sorex* L. 1758 und *Neomys* Kaup 1829. Acta Theriologica, 5: 115—124.

BÜHLER, P. (1964): Zur Gattungs- und Artbestimmung von *Neomys*-Schädeln — Gleichzeitig eine Einführung in die Methodik der optimalen Trennung zweier systematischer Einheiten mit Hilfe mehrerer Merkmale. Zeitschr. f. Säugetierkunde, 29: 65—93.

PUCEK, Z. (1964): The structure of the Glans penis in *Neomys* Kaup, 1829 as a taxonomic character. Acta Theriologica 9: 374—377.

RICHTER, H. (1965): Die Unterscheidung von *Neomys anomalus milleri* Mottaz, 1907, und *Neomys fodiens fodiens* (Schreber, 1777) nach dem Hüftbein (Os coxae) nebst einer Mitteilung über neue Funde erstgenannter Unterart aus dem Erzgebirge und dem Vogtland und Ostthüringen. Säugetierkundl. Mitteilungen, 13: 1—4.

Anschrift des Verfassers: HARALD PIEPER, 63 Gießen, Keplerstraße 1

Données écologiques preliminaires sur la faune murine de la région de Vinh-Linh (Centre Vietnam)

Par DAO VAN TIEN et INNA GROCHOVSKAIA

Laboratoire de Zoologie, Université de Hanoi, et Institut d'Épidémiologie et de Microbiologie de Moscou

Eingang des Ms. 18. 9. 1965

En Août 1956, le Laboratoire de Parasitologie de l'Institut médical, en collaboration avec le laboratoire de Zoologie de l'Université de Hanoi, a organisé une exploration acarozoologique de la région de Vinh-Linh. Les résultats scientifiques en sont déjà publiés (I. GROCHOVSKAIA 1961, DAO VAN TIEN 1962). Ci-dessus sont présentés quel-

ques renseignements sur la répartition locale et la densité de différents éléments de la faune murine de la dite région.

Les animaux collectés sont au nombre de 224 dont la composition en espèces est comme ce qui suit:

Espèces	Nbre ex.	per cent.
Rattus exulans	150	66,9
Rattus norvegicus	26	11,7
Rattus rattus	23	10,2
Rattus flavipectus	9	4,0
Rattus losea	1	0,5
Rattus hoxaensis	5	2,2
Suncus murinus	10	4,5

Les biotopes explorés en 1956 sont au nombre de cinq:

– Habitations de la rue principale du district Hô-xa. Ce sont des paillotes dont une rangée tourne le dos à la rivière du district et une autre distribuée sur des collines de culture.

– Collines avoisinantes de la rue, de terre rouge, sèche, à buissons rares, défrichées par places pour les plantations de manioc.

– Parcelles de forêt secondaire à 1,5–2 km du district Hô-xa, à arbustes peu serrés, au sol tapissé de feuilles sèches et entourées de tous côtés de rizières prêtes à la récolte.

— Agglomérations de Vinh-kim et Vinh-hà situées loin de la côte et formées de paillotes groupées à proximité de la forêt.

– Agglomérations de Vinh-môc situées tout près de la côte, village des pêcheurs.

Abondance et repartition locale des petits Mammifères

L'index d'abondance des petits mammiféres de la région est de 29,0, chiffre relativement élevé par rapport aux autres localités au Nord-Vietnam (*tableau* 1). Parmi les mammifères sinantropes, le petit rat de maison *(Rattus exulans)* prédomine en densité et en répartition (1. 18). Ceci s'explique en grande partie par l'existence des constructions bambous favorables à la nichée de ce dernier. L'animal, grimpant et courant avec agilité, aime spécialement les toits de paillote (Shortridge, 1915) où sa taille exigue lui permet de nicher facilement dans les bambous de construction (Cadet et Gaide, 1916). Son index d'abondance parait maximum (1.40 et 30) dans les villages loin de la côte (Vinh-kim, Vinh-haà), lesquels sont constitués par des paillotes édifiées sur des collines isolées et où manquent le rat d'égoût et la musaraigne. A Vinh-môc, où il subit la concurrence du surmulot et au district Hô-xa où il y a en plus de la musaraigne, sa densité parait fléchir. (1.7 et 24).

Le rat d'égout ou surmulot *(Rattus norvegicus)* présente une abondance un peu faible (1.3); sans doute par suite du manque des conditions favorables à sa propagation (constructions en bambou situées sur des lieux secs, élevés et éclairés, absence des égouts . . .). On le trouve seulement dans la rue de Hô-xa et dans le village de Vinh-môc. Sa présence s'y explique tout d'abord par la situation côtière des habitations (Hô-xa, Vinh-môc) ensuite par l'abondance des aliments animaux (déchets de poisson . . .) (Vinh-môc étant un village des pêcheurs). Par contre, l'animal manque entièrement aux villages situés plus ou moins loin de côte (Vinh-kim, Vinh-hà).

La grande musaraigne commune *(Suncus murinus)* est en densité digne d'attention (1.4) et étroitement distribué. Elle n'existe que dans les habitations de la rue de Hô-xa, en commensalisme avec le petit rat de maison et la surmulot.

Tableau 1

Index d'abondance (I.) des petits mammifères aux différents points explorés en Août 1956 à Vinh-linh (Nombre d'animaux pris par 100 pièges/jour)

Loc.	Nombre d'animaux pris (Index d'abondance)							
	Rattus exulans	Rattus norveg.	Rattus rattus	Rattus flavip.	Rattus hoxaens.	Rattus losea	Suncus murinus	TOTAL
1. Hô-xa (rue)	90 (24)	22 (6)	—	—	—	—	10 (4)	122 (34)
2. Hô-xa (colline)	—	—	9 (10)	8 (9)	5 (5)	1 (1)	—	23 (25)
3. Hô-xa (forêt)	—	—	8 (11)	—	—	—	—	8 (11)
4. Vinh-kim	51 (40)	—	6 (5)	1 (1)	—	—	—	58 (46)
5. Vinh-hà	6 (30)	—	—	—	—	—	—	6 (30)
6. Vinh-môc	3 (7)	4 (10)	—	—	—	—	—	7 (17)
Moyenne générale	(18)	(3)	(4)	(2)	(1)	—	(1)	(29)

La pullulation du petit rat de maison prime le développement d'un autre rat sinantrope *(Rattus flavipectus)*, lequel est en parfaite dominance dans toutes les localités au Nord-Vietnam. A Vinh-linh, le rat *flavipectus* est refoulé au village de Vinh-kim où il végète à côté du rat *exulans* (1.1) mais l'animal se réfugie principalement sur des collines de culture (Hô-xa).

Parmi les rats sauvages, le rat de forêt *(Rattus rattus)* parait prédominer (1.4). Il habite principalement les reliques de forêt secondaire aux environs du district (1.11), mais n'hésite pas á émigrer pour de l'alimentation, sur des collines de manioc (Hô-xa) (1.10) et s'aventure même près des habitations (Vinh-kim).

Le grand rat de champ *(Rattus hoxaensis)* est en nombre peu important (1.5). Cet

Tableau 2

Habitats des petits mammifères de la région de Vinh-linh en Août 1956

Esp. / Hab.	Rattus exulans	Rattus norveg.	Rattus flavip.	Rattus hoxaens.	Rattus losea	Rattus rattus	Suncus murinus
Agglomérations de Hô-xa	x	x	—	—	—	—	x
Agglomérations loin de la côte	x	—	x	—	—	—	—
Agglomérations côtières	x	x	—	—	—	—	—
Collines cultivées	—	—	x	x	x	x	—
Forêts second.	—	—	—	—	—	x	—

habitant habituel des rizières de certaines localités du delta au Nord-Vietnam ne parait pas trouver de conditions de vie favorable ici, sur des collines de culture de terre rouge.

Quant au petit rat de champ *(Rattus losea)*, la capture d'un spécimen sur une colline de Hô-xa montre que l'espèce n'est pas digne de considération, car elle est primée dans son habitat par le grand rat de Hô-xa et le rat de forêt.

La répartition des petits mammifères suivant les habitats est figurée dans le tableau suivant:

Conclusions

L'étude préliminaire de la densité et la répartition locale des petits mammifères dans la région de Vinh-linh en 1956 montre que:

Le petit rat de maison *(R. exulans)* est la forme sinantrope dominante et la plus largement distribuée tandis que le rat commun de maison *(R. flavipectus)*, se trouve en nombre insignifiant et confiné principalement sur des collines cultivées.

Le surmulot *(R. norvegicus)* n'existe qu'en nombre moindre dans les agglomérations près de la côte.

Le rat de forêt *(R. rattus)* prédomine dans la faune murine sauvage avec un territoire assez large. Il habite les forêts mais visite aussi les collines cultivées.

Le grand rat de champ *(R. hoxaensis)* est localisé sur des collines de culture en commensalisme avec le rat *flavipectus* et le rat de forêt, mais par rapport à ces derniers, il a une densité moindre.

Summary

The authors present some data on the abundance and the local distribution of some small mammals in the Vinh-linh region in 1956.

The little burmese rat *(R. exulans)* predominates in the parasitic mammals in density and distribution and the forest rat *(R. rattus)* in the wild murine fauna.

The cultivated hills are the principal territory of the great field rat *(R. hoxaensis)*, the yellow-breasted rat *(R. flavipectus)* and the forest rat.

References

Cadet et Gaide, 1916: Au sujet de la peste du Sud Annam, Bull. Soc. Méd. Chir. Indochine: 270—288.

Dao Van Tien, 1962: Faune des vertébrés du Vietnam, Zool. J., **41**, 5: 724—734.

Grochovskaia, I., Dang van Ngu, Dao van Tien, Nguyen Xuan Hoe, Do Kinh Tung, To Kim Thanh, 1961: Gamazovyie kletchi severnogo Vietnama, Zool. J., **40**, 10: 1565—1568.

Osgood, W. H., 1932: Mammals of the Kelly-Roosevelts and Delacour Asiatic Expeditions. Field Mus. Publ. Ser. Zool., 18: 193—339.

Wroughton, R. C., 1915: Mammal Survey of India, Burma and Ceylon, Rep. 16, Bombay N. H. Soc., **23**: 472.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dao Van Tien, Université de Hanoi et Inna Grochovskaia, Institut d'Épidémiologie et de Microbiologie de Moscou.

Hirsche und Antilopen fressen Tauben an

Von Wolfgang Gewalt

Aus dem Zoologischen Garten Berlin — Direktor: Dr. H.-G. Klös

Eingang des Ms. 25. 4. 1965

Daß ein Großteil herkömmlich als „Pflanzenfresser" angesehener Säuger unter besonderen Umständen oder sogar ± regelmäßig zu teilweiser Carnivorie übergehen kann, ist seit langem bekannt.

Von dem verbreiteten Auffressen der Nachgeburt und dem Anfressen eigener Jungtiere abgesehen, gibt es zahlreiche Beispiele spezielleren Carnivorismus' aus den verschiedensten Gruppen der Mammalia. Für die überwiegend als herbivor geltende Ordnung der Lagomorpha sind gegenteilige Beobachtungen von Petzsch (1952) diskutiert worden, über Rodentia heißt es bei Gewalt (1956): „Wohl alle befressen dann und wann eigene, tote Nestjunge; Mäuse zerschroten Insekten, Ratten fallen Geflügel und Großvieh an, Hamster überwältigen Mäuse, der Gartenschläfer scheint oftmals mehr Raub- denn Nagetier zu sein ... Die Mägen (von 2 Eichhörnchen) enthielten nichts außer einer mit ... Eischalensplittern durchsetzten Dottermasse usf."

Bezüglich der Ungulaten – einer Gruppe, bei deren Betrachtung man in diesem Zusammenhang u. a. auch an die Klippfischfütterung für Hausrinder nordischer Inseln, an das Verfüttern von Butter und Dickmilch an Tragyaks in Tibet oder an die von Peters mitgeteilte Päppelung eines geschwächten Dromedars mittels gekochtem Schaffleisch („Um unser letztes Kamel zu kräftigen, kochten die Somalis einen ganzen Hammel für dasselbe. Zu unserer großen Überraschung fraß das Kamel diese Fleischkost geradezu mit Heißhunger bis auf das letzte Stück ..." C. Peters (1891): Die deutsche Emin-Pascha-Expedition [Leipzig] erinnern könnte, hat neuerdings Kurt (1963) eine



Abb. 1. Weiblicher Virginia-Hirsch *(Odocoileus virginianus)* mit frischtoter Taube (Dem Vogel wurden beide Beine abgekaut.) (Photo: Dr. W. Gewalt)

interessante Mitteilung über das Fressen und Erbeuten von Tauben durch *Cephalophus dorsalis* und *Strepsiceros strepsiceros* veröffentlicht; sie soll im folgenden durch ähnliche Beobachtungen aus dem Zoologischen Garten Berlin ergänzt werden.

Zur Eindämmung des Befalls mit verwilderten Haustauben und neuerdings auch Türkentauben *(Streptopelia decaocto)* werden in unserem 30 ha großen Zoogelände im Jahresdurchschnitt mehrere Hundert dieser Vögel – meist morgens – mit dem Kleinkalibergewehr geschossen, wobei ein gewisser Prozentsatz unvermeidlicherweise in besetzte Gehege fällt. Daß bei dieser Gelegenheit einmal eines unserer Zwergflußpferde



Abb. 2. Wapitihirsch *(Cervus elaphus canadensis)* mit frischtoter Taube (Photo: Dr. W. Gewalt)

(Choeropsis) eine Taube verschlang, erscheint im Hinblick auf die Beziehungen zu den Suidae nicht allzu überraschend.

Dagegen verdient Hervorhebung, mit welcher Geläufigkeit sich auch verschiedene Hirsche und Antilopen für frischtot oder verletzt in ihre Gehege fallende Tauben interessieren. Wie im Zürcher Zoo waren dies bei uns Großer Kudu, daneben aber auch ein weiblicher – übrigens schwach gehörnter – Nilgau *(Boselaphus tragocamelus)* und mehrere Exemplare von *Limnotragus spekei.* Unter den Hirschen sind es Nordamerikanischer Wapiti *(Cervus elaphus canadensis)*, Rothirsch *(Cervus elaphus)* und vor allem Virginia-Hirsch *(Odocoileus virginianus)*, die sich regelmäßig an Tauben heranmachen. Sind die Vögel nur flugunfähig, werden sie als „Feind“ bzw. „Beute“ behandelt und mit Vorderlaufschlägen traktiert. Auch eine einseitig amputierte Graugans *(Anser anser)*, die sich in unser Wapitigehege verirrt hatte, wurde – wie mir unser Reviertierpfleger H. Methner berichtete – vom Hirsch mit den Vorderläufen zusammengeschlagen, dann mit dem Maul am Rücken gepackt und so lange geschüttelt, bis dieser Teil des Vogels weitgehend federfrei war. Schütteln mit federentfernender Wirkung, Ausziehen von Federn und Fressen oder Anfressen von Federn bilden überhaupt fast stets die Einleitung oder sogar die Gesamtheit des Vorganges, während ein wirkliches Fressen von Fleisch viel seltener ist und ein *vollständiges* Verzehren einer Taube noch nie beobachtet werden konnte. Am häufigsten werden die Taubenköpfe und die Beine der Vögel verschlungen, wobei – wie schon Kurt beschreibt – die Molaren das „Abbeißen“ besorgen; die hornbeschilderten Vogelbeine werden, z. T. vielleicht spiele-

risch, sehr lange gekaut. Seltener werden die von den Schwungfedern befreiten Flügel, also Arm- und Handknochen mit der umgebenden Muskulatur, gefressen, noch seltener erfolgt ein Ausfressen von Brust- und Bauchhöhlen.

Ziemlich häufig bilden blutende Schußverletzungen den Ausgangspunkt, von dem aus zunächst Belecken, dann Beknabbern und Anfressen der Taube erfolgen.

Natürlich liegt es nahe, in den geschilderten Vorgängen einen Ausdruck gefangenschaftsbedingter Mangelernährung oder „Neurosen" zu sehen. Aber abgesehen davon, daß unsere Hirsche und Antilopen eine außerordentlich gehaltvolle, abwechslungsreiche Fütterung mit Vitamin- und Mineralzusätzen erhalten[1], liegen Beobachtungen über den Verzehr von Fleisch und Blut durch Cerviden und Antilopen auch aus freier Wildbahn vor. Den hierzu schon bei KURT zitierten Beispielen möchte ich anfügen, daß eine Ricke *(Capreolus capreolus)* sogleich das auf trockene Gräser verspritzte Blut eines unmittelbar neben ihr zusammengebrochenen, mit Herzschuß erlegten Bockes aufzulecken begann. Noch bedeutsamer erscheint eine Mitteilung MERFIELDS, die ich schon im Referat seines Buches „Gorillas waren meine Nachbarn" (s. „Der Zoologische Garten", Bd. 28, Buchbesprechungen S. 208) ausdrücklich hervorgehoben habe: Die Eingeborenen im Hinterland von Kamerun beködern ihre zum Fang von Duckerantilopen aufgestellten Fallen mit Fleisch.

Neuerdings haben sich auch Graue Mazamahirsche *(Mazama simplicicornis)* als sehr erpicht auf Fleischkost erwiesen: Frisch geschossene Sperlinge fressen sie restlos auf. Dagegen nahmen Rentiere *(Rangifer tarandus)*, für deren Fütterung KRUMBIEGEL (1949, Hannover und Berlin: Wie füttere ich gefangene Tiere?) u. a. Jungkaninchen, Wasserratten und kleine Meerschweinchen empfiehlt, nichts dergl. an.

Literatur

GEWALT, W. (1965): Das Eichhörnchen. Neue Brehm-Bücherei, Wittenberg.
KURT, F. (1963): Zur Carnivorie bei Cephalopus dorsalis. Z. Säugetierkunde **28**, 309—313.
MERFIELD, F. G. (1961): Gorillas waren meine Nachbarn. Hannover.
PETZSCH, H. (1952): Verzehrt der Hase Mäuse? Anz. Schädlingskde. 25.
PFEFFER, P. (1960): Sur la validité der Formes naine de l'Elefant d'Afrique. Mammalia **24**, 556—576.

[1] Neben einem Spezial-Preßfutter, zusammengesetzt aus Hafer, Gerste, Hirse, Weizen, Sojaschrot, Erdnußschrot, Leinkuchenmehl, Luzernemehl, Johannisbrot, kohlens. Futterkalk, Knochenmehl, Salz, Magnesiumsulfat, Spurenelementmischung (je kg Futter: 20 mg Fe, 10 mg Mn, Cu 5 mg, 4 mg J, 0,5 mg Co, 10 mg Zn) und Vitaminmischung (10 000 i. E. A, 1500 i. E. D_3, 50 mg E, 1,8 mg B_1, 10 mg B_2, 0,7 mg B_6, 7 mg Pantothensäure, 20 mg Nicotinsäure, 18 mg Cholin, 0,07 mg Folsäure, 20 mikrog B_{12}) werden je nach Jahreszeit Heu, Quetschhafer, Brot, Rüben, Obst, frisches Gras und frische oder getrocknete Zweige von Laub- und Nadelhölzern verabreicht. Schiebende Hirsche bekommen zusätzlich Leinsamenschrot und vermehrt Mineralsalzgemisch.

Zwillingsgeburt des Großohr-Hirsches, *Odocoileus hemionus* Raf. im Tierpark Berlin

Aus dem Tierpark Berlin: Direktor: Prof. Dr. H. Dathe

Von J. Haensel

Eingang des Ms. 26. 8. 1965

Da Voss (1965) in dieser Zeitschrift die von ihm beobachtete Zwillingsgeburt bei einem Großohr-Hirsch schilderte, sei es mir gestattet, die in einigen Details abweichenden Verhältnisse bei einer Zwillingsgeburt dieser Art im Tierpark Berlin bekanntzugeben.

Der Tierpark Berlin bekam 1963 aus Kanada 1,1 wohl in Gefangenschaft gezüchteter Großohr-Hirsche, von denen das Weibchen am 20. 6. 1964 ein weibliches Kitz setzte. Am 24. 6. 1965 wurde ich gegen 15.45 Uhr darauf aufmerksam gemacht, daß die Ricke erneut in der Geburt stehe. Bei meinem Eintreffen am Gehege um 15.55 Uhr lag das Weibchen mit hervorgetretener Alantoisblase in einer der Besucherseite abgewandten Ecke des Geheges (Sonnenlage), preßte heftig, wobei einmal ein kurzer, wie „üh" klingender Schmerzenslaut gehört wurde. Um 16.23 Uhr erschien das erste Jungtier. Die Mutter stand kurz darauf auf, begann sofort, das Jungtier zu belecken.

Der Bock, der sich in dieser Phase den beiden langsam bis auf etwa 2 m näherte, wurde durch eine heftige, energische, gezielte Bewegung der Ricke verjagt. Das vorjährige Jungtier, das sich ebenfalls bis auf etwa 5–6 m herangewagt hatte, wurde durch das jähe Zurückweichen des Bockes gleichfalls zum Abdrehen veranlaßt. Beide zogen sich daraufhin in den entgegengesetzten Teil des Geheges bzw. in das offene Vorgehege zurück, schauten zwar weiterhin interessiert in Richtung auf die in der Geburt stehende Ricke, wagten sich aber nicht mehr in deren Nähe.

Um 16.39 Uhr machte das Jungtier die ersten Stehversuche, lief um 16.42 Uhr, nach dem dritten Versuch aufzustehen, die ersten unsicheren Schritte und stand bzw. lief um 16.43 Uhr etwa für 30 Sekunden.

Um 16.45 Uhr legte sich das Weibchen erneut (in den Schatten der Hütte ca. 5 m vom ersten Geburtsplatz entfernt), preßte plötzlich ein einziges Mal und bereits 16.46 Uhr erschien das zweite Jungtier, das nach der Geburt – mit dem Fernglas betrachtet – keine Atembewegungen zeigte und erst durch sofortigen Eingriff zum Leben erweckt werden mußte. Beide Jungtiere – zwei Weibchen –, bei denen die Nabelschnüre spontan gerissen waren, wurden bei dieser Gelegenheit gejodet und sofort wieder in das Gehege gesetzt, wonach das Muttertier augenblicklich begann, das zweite Jungtier, wenn auch längst nicht so intensiv wie das erste, im Stehen zu belecken. In diesen wenigen turbulenten Minuten ging ohne Komplikationen im Stehen die Nachgeburt ab.

Gegen 17 Uhr legte sich die Mutter wieder, und das erstgeborene Jungtier begann nach einigen vergeblichen Suchbewegungen zwischen den Vorderbeinen der Ricke wahrscheinlich (da verdeckt) beim liegenden Tier zu trinken. Um 17.19 Uhr machte auch das zweite Jungtier die ersten Stehversuche und vollführte kurz darauf die ersten Schritte. 17.23 Uhr konnte mit absoluter Sicherheit gesehen werden, daß das erstgeborene Jungtier mit eingeknickten Vorderläufen bei der liegenden Mutter trank und um 17.25 Uhr ging auch das zweite Jungtier an das Euter des noch liegenden Weibchens und trank. Nachdem beide Jungtiere in den folgenden Minuten – z. T. gemein-

sam nebeneinander – tranken bzw. versuchten zu trinken, legten sich beide gegen 17.45 Uhr in der Nähe der Ricke nieder.

Zusammengefaßt ergaben sich folgende abweichende Verhältnisse zu den von Voss mitgeteilten Vorgängen während einer Geburt der Großohr-Hirsche (Angaben von Voss in Klammern):

Es vergingen 23 Min. (4 Min.) zwischen der Geburt der beiden Kälber, wobei das erste wahrscheinlich nach 37, mit Sicherheit nach 50 Min. (27 Min.), das zweite nach 39 Min. (26 Min.) zum ersten Male trank.

Sowohl die Geburtsvorgänge bei beiden Kälbern, als auch die ersten Trinkversuche bzw. das erfolgreiche erste Trinken fanden beim liegenden Muttertier statt (bei Voss beides im Stehen).

Die Artgenossen verfolgten sehr interessiert die Vorgänge während und nach der Geburt, der Bock wurde sogar bei Annäherung aktiv von der Mutter verjagt (Voss stellte bei mehreren Geburten „Teilnahmslosigkeit" der Artgenossen fest).

Literatur

Voss, G. (1965): Zwillingsgeburt beim Großohr-Hirsch, *Odocoileus hemionus* Raf., Z. f. Säugetierkunde **30**, 20—23.

Anschrift des Verfassers: J. Haensel, Berlin-Friedrichsfelde, Am Tierpark 41

Ein weiterer Fundort von *Myomimus personatus* Ognev, 1924

Von Renate Angermann

Kürzlich entdeckte ich unter den Gartenschläfer-Bälgen des Berliner Zoologischen Museums ein als *„Eliomys* pull." determiniertes Exemplar von *Myomimus personatus.* Es handelt sich um ein juveniles Tier (die 3. Molaren sind noch nicht durchgebrochen) mit folgenden Maßen: Kopf-Rumpf-Länge 72 mm, Schwanzlänge 61 mm, Hinterfußlänge 19 mm, Ohrhöhe 8 mm. Das Stück wurde am 14. 7. 1935 von G. Heinrich in Bulgarien gesammelt. Bei einiger Aufmerksamkeit hätte diese interessante Art also fast 25 Jahre früher für Europa nachgewiesen werden können! Als Fundort ist „Jülowce, nahe Mesembria" (das heutige Nessebar) angegeben. Dieser Punkt liegt nördlicher als die bisher aus der Literatur bekannten Nachweise in Bulgarien (vergl. Peschev et alii, 1960, 1964). Es bliebe zu prüfen, ob *Myomimus personatus* auch heute noch in der Umgebung von Nessebar vorkommt.

Literatur

Peschev, Z., Dinev, T., Angelova, W. (1960): *Myomimus personatus* Ogn. (Myoxidae) — eine für Europa neue Nagetierart. Bull. Inst. Zool. Acad. Sci. Bulg., 9, 305—313 (bulgarisch).

Peschev, Z., Angelova, W. (1964): Insektenfresser und Nagetiere in Südost-Bulgarien. Annuaire Univ. Sofia, Faculté Biol., Geol., Geograph.; Biologie (Zoologie) 1962—1963, 57, 1, 69—80 (bulgarisch).

Anschrift der Verfasserin: Dr. Renate Angermann, Institut für Spezielle Zoologie und Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, 104 Berlin, Invalidenstraße 43

SCHRIFTENSCHAU

Davis, D. Dwight: **The Giant Panda, a morphological study of evolutionary mechanisms.** Fieldiana: Zoology Memoirs Vol. 3 Chicago Natural History Museum 1964. 339 pp., 159 figs., 15,— $.

Die vorliegende umfangreiche Monographie ist das Ergebnis der Lebensarbeit des leider so früh verstorbenen Verfassers. Sie ist in vieler Hinsicht bemerkenswert. Die sorgfältige makroskopisch-anatomische Bearbeitung aller Organsysteme und die ganz hervorragende bildliche Darstellung der Befunde führt zu dem Resultat, daß heute die Anatomie eines seltenen und bisher anatomisch ganz unzureichend bekannten Säugetieres besser bekannt ist, als die der meisten anderen Formen.

Damit ist, zumal umfangreiche Untersuchungen an anderen arctoiden Carnivoren zum Vergleich durchgeführt wurden, eine musterhafte anatomische Bearbeitung der arctoiden Raubtiere geschaffen worden, die zugleich als Musterbeispiel einer Säuger-Anatomie gelten darf. Abgesehen von dieser Darlegung der Befunde, die ihren Wert in sich trägt, enthält die Monographie aber eine gründlich überlegte und in ihren Ergebnissen überraschende Untersuchung über die taxonomische Stellung von *Ailuropoda*. Schließlich bemüht sich Davis, zu überprüfen, inwieweit vergleichend anatomische Untersuchungen sinnvoll zur Erklärung evolutiver Mechanismen herangezogen werden können. Diese Überlegungen sind von besonderem Interesse, weil hier einmal konsequent der Versuch unternommen wird, die Befunde der vergleichenden Anatomie mit den modernen Anschauungen der synthetischen Evolutionstheorie zu koordinieren.

Die Mehrzahl der Mammologen nimmt an, daß *Ailuropoda* trotz der großen Ähnlichkeiten im Habitus nicht in näheren Zusammenhang mit den Ursiden gebracht werden darf, sondern eng mit *Ailurus* zusammengehört und den Procyonidae nahe steht. Diese Auffassung stützt sich fast ausschließlich auf Befunde am Gebiß. Die Untersuchung von Davis ergibt nun, daß *Ailuropoda* in nahezu allen wesentlichen morphologischen Merkmalen mit den Ursiden übereinstimmt. Dies gilt beispielsweise für die gesamte Muskulatur, für das Gefäßsystem, Gehirn und vieles andere. Spezialisationen besitzt *Ailuropoda* in der Ausgestaltung des Kauapparates und des Vorderfußes. *Ailurus* zeigt gleichfalls Sonderanpassungen im Kauapparat und in der Hand. In allen anderen Merkmalen weicht aber *Ailurus* scharf von den Ursiden ab. Die Ähnlichkeiten zwischen *Ailurus* und *Ailuropoda* werden also als Konvergenzen aufgefaßt. Die Frage nach der taxonomischen Stellung von *Ailurus* wird damit erneut aufgeworfen. Sie kann ohne neue umfassende Analyse zunächst nicht beantwortet werden. Verfasser meint, daß *Ailurus* noch am meisten Beziehungen zu den Procyoniden hätte, daß aber diese Gemeinsamkeiten im wesentlichen auf dem gemeinsamen Besitz von Primitivmerkmalen beruhen. Die vergleichenden Studien zeigen auch eindeutig, daß die Caniden nicht, wie viele Palaeontologen annehmen, eine primitive Gruppe der Arctoidea sind, sondern daß Musteliden, Procyoniden und Ursiden in vieler Hinsicht primitiver sind und daß die Caniden, wie es Flower und Mivart bereits aussprachen, einen relativ selbständigen und früh spezialisierten Sonderzweig des Fissipedierstammes darstellen.

Ailuropoda ist das am stärksten an herbivore Nahrung adaptierte Raubtier. Die enorme Ausbildung des Kauapparates hat zu quantitativen und topographischen Beeinflussungen der meisten Kopforgane geführt. Die relative Masse der Kaumuskulatur wird durch den Index Kaumuskelgewicht : Hirngewicht anschaulich gemacht. Der Index beträgt beim Panda 3,2 gegen 1,4 bei *Ursus*. Beachtenswert ist der Befund, daß die Muskelhypertrophie nicht nur die beim Kieferschluß tätigen Muskeln, sondern die Muskulatur des gesamten Kieferbogens ergreift (also auch z. B. den M. mylohyoideus). Davis nimmt daher an, daß nicht eine funktionelle Einheit („Kaumuskeln") reagiert, sondern daß eine morphologische Einheit („Muskulatur des 1. Visceralbogens") als Ganzes betroffen wird. Der Panda besitzt im Gegensatz zu den Bären ein „hohes Kiefergelenk". Diese Lagebeziehung ist funktionell gut deutbar, wenn auch der Entstehungsmechanismus nicht bekannt ist.

Die Besonderheiten des Gebisses von *Ailuropoda* bestehen in einer enormen Vergrößerung aller Zähne, besonders auch der Praemolaren. Die Veränderungen des Kronenmusters der Molaren finden bei *Ursus spelaeus* eine Parallele und werden als Folge der Zahnvergrößerung erklärt. Jedenfalls können alle Einzelheiten des Pandagebisses vom Befund an *Ursus* abgeleitet werden. Das Gebiß reagiert als Einheit, und wahrscheinlich liegt diesen Umkonstruktionen ein sehr einfacher genetischer Mechanismus zugrunde. Die enorme Zahnvergrößerung führt zu Disharmonien (Verlagerung von P_2, Analogie zu Kurzkopfhunden). Zahlreiche Besonderheiten der Kopforgane (Nebenhöhlen!) können als sekundäre Folgen der Gebiß- und Muskel-Verstärkung gedeutet werden.

Hervorgehoben werden muß, daß bei *Ailuropoda* eine beträchtliche Vermehrung des Knochengewebes am ganzen Schädel zu beobachten ist. Dies ist nur die Folge einer Knochengewebszunahme im Bereich der ganzen Körperlängsachse. Es ergibt sich auch hier wieder eine Analogie zu den Befunden von KLATT an Bulldogs (vermehrter Wachstumsgradient in der Kopfregion). Das relative Gewicht des Schädels ist doppelt so hoch wie bei Bären. Die Massenzunahme der Röhrenknochen des Stylopodiums beim Panda beruht auf einer Verdickung der Corticalis. Histologische Proben zeigen, daß keine Pachyostose vorliegt. Die Vermehrung des Knochengewebes beim Panda wird nicht adaptiv gedeutet, sondern als Ausdruck eines pleitropen Geneffektes erklärt, der an die adaptiven Veränderungen (Kauapparat) gekoppelt ist. Die Hypertrophie des radialen Sesambeines der Hand bei *Ailuropoda* ist adaptiv. Das Grundmuster ist bei Ursiden bereits vorhanden. Die Ausbildung eines funktionell nicht verwendeten, großen tibialen Sesamknochens am Fuß wird als homoeotischer Effekt aufgefaßt. Selektion bedingt die Vergrößerung des Elementes in der Hand. Das serial homologe Gebilde am Fuß wird von dem gleichen Geneffekt betroffen, ohne daß die Selektion direkt an diesem Fußknochen wirksam würde.

Nur ein einziges Merkmal des Pandas erweist sich als völlig vom Ursiden-Befund abweichend, nämlich Penisform und Baculum. Das Baculum von *Ailuropoda* ähnelt dem der Feliden. Eine zuverlässige Erklärung hierfür fehlt. Verfasser ist geneigt, an einen auf die Fortpflanzungsorgane beschränkten Fetalisationseffekt zu denken.

Die Panda-Monographie von DAVIS reiht sich ebenbürtig in die große Reihe hervorragender morphologischer Abhandlungen aus der zweiten Hälfte des 19. Jahrhunderts ein. Sie zeigt, daß die Morphologie auch heute noch wesentliches auszusagen hat und daß wir erst am Anfang einer neuen Entfaltung der vergleichenden Morphologie stehen. Der Versuch, der vergleichenden Anatomie neue Wege zu eröffnen, kann nur über die Synthese zwischen Morphologie und Evolutionsforschung gehen. DAVIS hat bisher am konsequentesten diese Situation bedacht und daraus Schlußfolgerungen gezogen. Gerade wegen der zahlreichen neuen Gedanken zur theoretischen Begründung einer echten Morphologie verdient dieses Buch die besondere Beachtung aller Biologen. D. STARCK, Frankfurt am Main

TALBOT, LEE M., PAYNE, W. J. A., LEDGER, H. P., VERDVOURT, LORNA D., and TALBOT, MARTHA H.: **The meat production potential of wild animals in Africa.** A review of biological knowledge. Commonwealth Agricultural Bureaux Farnham Royal, Bucks., England, 1965, 42 S., 13/6d.

In dieser höchst interessanten Übersicht werden vor allem die biologischen Probleme der Fleischgewinnung von wilden Huftieren in Afrika, südlich der Sahara, behandelt. Diese Form eines Wildlife Management gewinnt immer mehr an Bedeutung für die Versorgung der schnell wachsenden afrikanischen Bevölkerung. Sie ist aber auch wichtig im Zusammenhang mit einem sinnvollen und sachgerechten Naturschutz. Um eine Fleischgewinnung aus Wildtieren in klare, biologisch vertretbare Bahnen zu lenken, hat sich erst in den letzten Jahren in Afrika ein neuer Zweig säugetierkundlicher Wissenschaft entwickelt. Grundzüge seiner bisherigen Erkenntnisse bringt das vorliegende Referat.

Zunächst wird der Frage nachgegangen, warum es in Afrika aus der Fülle der geeignet erscheinenden Wildarten nicht zu einer Domestikation gekommen ist, welchen Einfluß eingeführte Haustiere auf die allgemeine Ökologie des südlichen Afrika hatten und welche Wildarten sich für eine Neudomestikation eignen könnten. Kennzeichnend für die Säugetierwelt Afrikas ist die hohe Zahl von Pflanzenfressern, welche nebeneinander im Gleichgewicht mit ihrer Umwelt Nahrung finden. Dies ist auf ökologische Spezialisierungen zurückzuführen. Die vielen Wildtierarten bieten sich zur Fleischgewinnung an, vor allem, weil die Zahl der natürlichen Feinde durch den Menschen begrenzt wurde. Eingeführte Haustiere haben in geeigneten Landschaften eine hohe Bedeutung erlangt, aber sie nutzen einheitlichere Nahrungsquellen aus und verwerten nicht die ganze Vielfalt des Pflanzenwuchses. Dadurch gefährden sie vor allem Marginalgebiete mit geringem Regenfall, und sie finden in diesem Bereich auch zu wenig Wasser. Dies gebietet Begrenzungen in der Zucht der klassischen Haustiere und weist auf Wildlife Management hin, weil es sowohl ökonomisch vorteilhafter als auch ökologisch besser ist. Eine Übersicht über die geographischen Bereiche und ihre Fauna veranschaulicht die ökologischen Präferenzen der Tierarten, ihre Bedeutung für und ihre Beeinflussung durch den Menschen. Um biologisch einwandfreie Nutzungen von Wildtieren zu ermöglichen, sind Bestandserhebungen nötig, deren Techniken erörtert werden. Die Studien über die Populationsdynamik einzelner Arten werden aufgeführt und die wichtigsten Kenntnisse über die Fortpflanzung im einzelnen sind zusammengestellt. Bemerkenswert bei den Angaben über die Lebendgewichte ist, daß viele der wichtigen Wildtiere, so das Gnu, ein schnelleres Wachstum zeigen als Haustiere ähnlichen Gewichtes.

Außerdem sind die Ausschlachtungsergebnisse günstiger und gleichmäßiger, weil der Fettanteil weniger schwankt. Selbst in bester Kondition steigt bei den afrikanischen Wildtieren der Fettanteil nicht über 2,5 %, während Zebu-Ochsen bis 30 % Fett erreichen können. Diese Mitteilungen sind von praktischer Bedeutung. Sie werfen aber außerdem theoretische Fragen nach diesen höchst bemerkenswerten stoffwechsel-physiologischen Besonderheiten auf. Diese harren noch der Beantwortung. Weitere Studien ergaben, daß nicht nur der Wasserbedarf und die Trinkgewohnheiten der afrikanischen Wildtiere artlich verschieden sind, sondern daß außerdem besondere Mechanismen zur Wasserresorption nachgewiesen werden können, welche bestimmte afrikanische Wildtiere für aride und semiaride Gegenden geeignet machen. Auch in dieser Sicht eröffnet sich der Säugetierkunde ein neues, weites Forschungsfeld. Zur Spekulation über Neudomestikationen wird hervorgehoben, daß bei vielen Tierarten Zähmungen vorgenommen wurden und diese voreilig als Domestikationen bezeichnet werden. Aber über eine wirkliche Herdenhaltung, einer geeigneten Abtrennung von Populationen gegenüber den Wildarten mit regelmäßiger Nutzung über Generationen hinweg liegen bislang kaum Erfahrungen vor. Erste Ansätze zu echter Domestikation sind mit der Elen-Antilope begonnen, die Erfolge noch nicht zu übersehen. Allgemeine Ausführungen über die Rolle der Wildtiere in der afrikanischen Landschaft beschließen die knappe und klare Studie. W. HERRE, Kiel

Exploration du Parc de la Kagera. Série II, Fasc. 1, 126 pp., 25 figs., Brüssel 1965.

Eingangs gibt JAQUES VERSCHUREN Contribution à l'écologie des grands mammifères (p. 3—62, 1 Karte, 20 Abb.), wobei auch die klimatischen Verhältnisse (Regenfall, Temperatur) besprochen sowie die verschiedenen Biotope geschildert werden. An größeren Säugetieren werden aufgeführt 2 Galagos, 2 Meerkatzen, 1 Pavian, Schuppentier, 15 Raubtiere, Erdferkel, Elefant, Baumschliefer, Spitzmaulnashorn, Zebra, 3 Suidae, Flußpferd und 13 Bovidae. Obwohl eine beträchtliche Anzahl Formen bis zur Unterart benannt wurden, begnügte man sich merkwürdigerweise beim Böhmzebra mit der Bezeichnung *Equus burchelli* (Gray). Bemerkungen über Bestandsdichte, die Entwicklung der Populationen im Laufe der letzten Jahre und über die Wanderungen folgen. Angeschlossen ist ein kurzer Abschnitt von J. LARUELLE (p. 63—66) über petrographische Befunde an Gesteinsmaterial aus dem Kagera Park. — Das Spitzmaulnashorn ist aus Tanganyika in den Kagera Park gebracht. Die Zahl der Flußpferde wird auf 1000 geschätzt. Von der Situtunga wird die Biologie eingehenderer dargestellt. Der Hauptfeind der Huftiere ist hier der Hyänenhund.

Auf p. 67—75 bespricht VERSCHUREN die 13 nachgewiesenen Fledermausarten. An Pteropodidae wurde nur *Epomophorus anurus* gefunden. Die Rhinolophidae waren mit 4 Arten in 5 Formen am stärksten vertreten, die Molossidae mit 3, Vespertilionidae mit 2, Nyctonidae und Megadermidae mit je 1 Art.

XAVIER MISONNE bespricht auf p. 79—118 die Nagetiere, davon einige nach Gewöllfunden. Faunistisch setzt sich die Nagerfauna des Kageraparks zusammen aus folgenden Elementen:

Sudanisch-zambesische Formen	11	=	36,6 %
Tropisch-afrikanische Formen	12	=	40,0 %
Guinesische Formen	2	=	6,6 %
Endemische Formen	2	=	6,6 %
Reliktformen	2	=	6,6 %
Kosmopoliten	1	=	3,3 %

Den Abschluß des Heftes macht auf S. 119—126, 4 Abb., der Beitrag von J. VERSCHUREN „Notes Ornithologiques". Jeder der vier Arbeiten ist ein eigenes Literatur-Verzeichnis angefügt. E. MOHR, Hamburg

CURRY-LINDAHL, KAI: **Europa.** Knaurs Kontinente in Farben. Droemer Zürich, 1965, 300 S., 135 einfarbige u. 108 mehrfarbige Photos, 22 Karten, 58,— DM.

Für Zoologen mit ökologischen Interessen ist dies ein besonders wertvolles Werk, das man ständig zu Rate ziehen sollte. Säugetierspezialisten finden darin überall im Text eingestreut Angaben, die sicher der Beachtung wert sind. Das Buch ist mit Sachkenntnis und großer Genauigkeit geschrieben. Ausstattung und Illustration sind über jedes Lob erhaben. Es ist ein Buch, über das man nur Gutes sagen kann. A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam

Mohr, Erna: **Altweltliche Stachelschweine.** Die Neue Brehm-Bücherei (Bd. 350), A. Ziemsen-Verlag, Wittenberg — Lutherstadt. Vertriebsorganisation: Kosmos-Verlag Stuttgart 1965. 164 S., 115 Abb., 11,60 DM.

Der Autorin ist es gelungen, auf relativ geringem Raum einen Überblick über die fünf Gattungen *Trichys, Atherurus, Thecurus, Acanthion* und *Hystrix* der altweltlichen Stachelschweine zu geben. Der allgemeine Teil des Buches umfaßt einen Themenkreis, der von morphologischen Angaben, Fortpflanzungsverhältnissen, ökologischen Problemen und palaeontologischen Ergebnissen bis zu volkskundlichen Details reicht. Auf Grund der jahrelangen Beschäftigung mit dieser Tiergruppe vermag die Autorin zahlreiche neue Fakten aufzuführen, die das im Grunde spärliche Wissen über diese auffallende Tiergruppe wesentlich erweitern.

Der zweite Abschnitt gibt eine Systematik der fünf Gattungen und ihrer Arten. Ein Bestimmungsschlüssel, der auf Unterschiede der Nasalia und Frontalia sowie der verschiedenartigen Ausbildung der Borsten und Stacheln beruht, ermöglicht eine Trennung der Gattungen. Die Arten und ihre geographischen Unterarten werden in übersichtlicher Form in ihrer Morphologie, ihrer geographischen Verbreitung und ihrem Lebensraum beschrieben. Dabei werden auch einige Irrtümer, die früheren Autoren unterlaufen sind, richtiggestellt.

Das umfangreiche und gute Bildmaterial sowie eine ausführliche Literaturübersicht runden das Bild dieser Monographie ab. W. Weidemann, Hannover

Hassenberg, Liselore: **Ruhe und Schlaf bei Säugetieren.** Die Neue Brehm-Bücherei. A. Ziemsen Verlag. Wittenberg 1965 (Vertriebsorganisation Kosmos-Verlag, Stuttgart). 160 S., 50 Abb., 7,— DM.

Ein sonst nicht sehr beachteter Bestandteil des Verhaltens der Säugetiere wird hier zusammenfassend behandelt. Zunächst werden die verschiedenen Ruhezustände beschrieben und definiert; Ruhe wird hierbei aufgefaßt als Oberbegriff für alle Zustände der Inaktivität bei Säugern. Kurz erörtert werden die physiologischen Ursachen für Ruhezustände, außerdem die Ruhezustände und die Aktivität im 24-Stunden-Rhythmus. Ausführlich beschrieben und illustriert sind die Ruhestellungen bei den verschiedenen Säugetieren. Es folgen eine Beschreibung der Formen des Kontaktliegens und eine Analyse des Appetenzverhaltens bei triebbedingten Ruhezuständen. Abschließend werden behandelt die Ontogenie des Ruheverhaltens und das Ruheverhalten unter Berücksichtigung phylogenetischer Gesichtspunkte. Die Arbeit enthält eine große Fülle von interessantem Material aus Beobachtungen der Verfasserin und aus der Literatur. M. Röhrs, Hannover

BEKANNTMACHUNGEN

Symposium on Terrestrial Animal Ecology

A symposium on Terrestrial Animal Ecology in Southern Africa will be held by the Zoological Society of Southern Africa in Pretoria during 11–14 July, 1967 (Environmental Aspects, Community Studies, Population Ecology and Applied Ecology).

Delegates wishing to present papers are asked to communicate with the Hon. Secretary, Zoology Department, University of Cape Town, as soon as possible.

Summaries of all papers should be submitted by 31st March, 1967, for reproduction and distribution at the symposium.

Each delegate will be given 15 Minutes to speak, to be followed by 15 minutes discussion.

The Society intends to publish the proceedings of the symposium in its journal, “Zoologica Africana”. Acceptance of papers for publication will be at the discretion of the editoriel committee on the advice of referees. Delegates are asked to submit two copies of the final draft of their papers at the symposium. – Further information may be obtained from the Hon. Secretary, c/o Zoology Department, University of Cape Town, Rondebosch, South Africa.

Ehren-Urkunde für Nashornschutz

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde hat es sich auch zur Aufgabe gemacht, dafür zu sorgen, daß Säugetierarten vor der Ausrottung bewahrt werden. In ihren Mitteln liegt es vor allem, in der Öffentlichkeit die Vorstellung wachzuhalten, daß Maßnahmen ergriffen und durchgeführt werden müssen, bedrohten Säugetierarten einen Lebensbereich zu geben. Zu den interessantesten Säugetierarten gehören die Nashörner. Aus verschiedenen Gründen sind die Arten der Nashörner in allen Teilen der Welt von Menschen verfolgt und der Ausrottung nahegebracht worden. Am 27. April 1897 wurde im Zululand (Natal) das Breitmaulnashorn unter Schutz gestellt. Nachdem die Union von Südafrika im Jahre 1910 gegründet wurde, ist der Schutz des Tieres Aufgabe der Provinzialregierung Natals geworden. Die verschiedenen Regierungen von Natal, eine Fülle verantwortungsbewußter Persönlichkeiten dieses Landes, haben erreicht, daß das weiße Nashorn heute im Bestand nicht mehr bedroht ist.[1] Um diese bemerkenswerte Leistung auf dem Gebiet des Schutzes von Säugetieren anzuerkennen, hat der Vorstand der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde der Provinz Natal und als deren gesetzmäßigen Vertreter, dem Administrator, folgende Urkunde übersandt:

Urkunde

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde verleiht diese Urkunde als ehrende Anerkennung dem Administrator "The Honourable T. J. A. Gerdener" als Oberhaupt der Provinz Natal, Südafrika, in dankbarer Würdigung der erfolgreichen Maßnahmen, die seit dem 27. April 1897 getroffen wurden, das Breitmaulnashorn *(Ceratotherium simum simum)*, das zweitgrößte Säugetier Afrikas, vor der Ausrottung zu bewahren.

Die Maßnahmen waren so erfolgreich,

daß diese Art in früher von ihr bewohnte Gebiete wieder eingeführt werden konnte,

daß diese Art in den größeren Zoologischen Gärten der Welt der Öffentlichkeit gezeigt werden kann,

daß der Bestand dieser Art für die Zukunft nunmehr gesichert erscheint.

Für den Vorstand der Gesellschaft

Der Präsident
gez. W. Herre

(Prof. Dr. sc. nat. Dr. med. h. c. Wolf Herre)

Kiel, den 1. September 1966

[1] Einzelheiten siehe Dr. R. Bigalke: The Extermination of the Square-Lipped or White Rhinoceros in Transvaal and its Reintroduction. — A Historical and Critical Review. Fauna and Flora, No 14, Pretoria 1963.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 76,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 15,80 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

ZEITSCHRIFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

ORGAN DER DEUTSCHEN GESELLSCHAFT FÜR SÄUGETIERKUNDE

31. BAND · HEFT 6

Dezember 1966





VERLAG PAUL PAREY · HAMBURG UND BERLIN

Inhalt

Dieses Heft enthält 4 Beilagen des Verlages Paul Parey

Die „Zeitschrift für Säugetierkunde" veröffentlicht Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Säugetierkunde, ferner Einzel- und Sammelreferate, Besprechungen der wichtigsten internationalen Literatur, kleine Mitteilungen und die Bekanntmachungen der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde", deren alleiniges Organ sie gleichzeitig ist. Die Veröffentlichungen erfolgen in deutscher, englischer oder französischer Originalfassung mit Zusammenfassung in mindestens zwei Sprachen.

Herausgeberschaft und Schriftleitung: Manuskriptsendungen sind zu richten an einen der Herren Herausgeber oder direkt an die Schriftleiter: Frau Dr. Erna Mohr, Hamburg-Langenhorn 1, Krämerstieg 8 (Tel. 59 85 86), oder Prof. Dr. Manfred Röhrs, Zoologisches Institut der Tierärztl. Hochschule, Hannover-Kirchrode, Bünteweg 17.

Manuskripte: Es wird gebeten, die Manuskripte möglichst mit Schreibmaschine und nur einseitig zu beschreiben. Photographische Abbildungsvorlagen müssen so beschaffen sein, daß sie eine kontrastreiche Wiedergabe ermöglichen. Von der Beigabe umfangreicher Tabellen soll abgesehen werden. Alle dem Manuskript beiliegenden Unterlagen, wie Photographien, Zeichnungen, Tabellen, sollen auf der Rückseite mit dem Namen des Verfassers und dem Titel des Beitrages versehen sein. Bei Abbildungen aus bereits erfolgten Veröffentlichungen ist eine genaue Quellenangabe erforderlich. Jeder Originalarbeit ist eine Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse in wenigen Zeilen anzufügen. Mit der Annahme des Manuskriptes erwirbt der Verlag das ausschließliche Verlagsrecht, und zwar auch für etwaige spätere Vervielfältigungen durch Nachdruck oder durch andere Verfahren wie Photokopie, Mikrokopie, Xerographie u. a. Der Verlag ist berechtigt, das Vervielfältigungsrecht an Dritte zu vergeben und die Lizenzgebühren im Namen des Verfassers geltend zu machen und nach Maßgabe des zwischen dem Börsenverein des Deutschen Buchhandels und dem Bundesverband der Deutschen Industrie abgeschlossenen Rahmenabkommens vom 14. 6. 58 und 1. 1. 61 zu behandeln.

Sonderdruck: An Stelle einer Unkostenvergütung erhalten die Verfasser von Originalbeiträgen und Sammelreferaten 50 unberechnete Sonderdrucke. Mehrbedarf steht gegen Berechnung zur Verfügung, jedoch muß die Bestellung spätestens mit der Rücksendung der Korrekturfahnen erfolgen.

Erscheinungsweise und Bezugspreis: Die Zeitschrift erscheint alle 2 Monate; 6 Hefte bilden einen Band; jedes Heft umfaßt 4 Druckbogen. Der Abonnementspreis beträgt je Band 76,— DM zuzügl. amtl. Postgebühr. Das Abonnement verpflichtet zur Abnahme eines ganzen Bandes. Es verlängert sich stillschweigend, wenn nicht unmittelbar nach Erhalt des letzten Heftes eines Bandes Abbestellung erfolgt. Einzelbezugspreis der Hefte: 15,80 DM. Die Zeitschrift kann bei jeder Buchhandlung oder beim Verlag Paul Parey, Hamburg 1, Spitalerstraße 12, bestellt werden.

Die Mitglieder der „Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde" erhalten die Zeitschrift unberechnet im Rahmen des Mitgliedsbeitrages.

Z. Säugetierkunde, 31 (1966), H. 6, S. 417—496

Die Felsenmaus *(Apodemus mystacinus* Danford et Alston, 1877 - Rodentia, Mammalia) als Glied der Nagetierfauna Jugoslawiens

Von Djordje Mirić

Eingang des Ms. 7. 1. 1966

Einleitung

Die Felsenmaus — *Apodemus mystacinus* (Danford et Alston, 1877) ist eine der wenigen Säugetierarten die ein balkanisch-anatolisches Verbreitungsgebiet auszeichnet. Ihr Areal umfaßt einerseits die unter dem Einfluß des mediterranen Klimas liegenden Teile der Balkanhalbinsel und andererseits Kleinasien. Eigentlich ist sie erst von einigen Flecken dieses Gebietes bekannt. Zur genaueren Beschreibung ihrer Verbreitung reichen unsere Kenntnisse noch nicht aus.

Die Art wurde als *Mus mystacinus* nach Exemplaren von Zebil (Bulgar Dagh) beschrieben und wurde aus dem Süden Kleinasiens auch von dem naheliegenden Kara Dagh gemeldet. Aus Kleinasien wurde sie noch aus der Umgebung von Izmir im Westen — als Unterart *smyrnensis* Thomas, 1903, und aus der Umgebung von Trapezunt (Skalita und Sumela) im Norden — als Unterart *euxinus* G. Allen, 1915 bekannt. Außerdem wurde die Felsenmaus auch in einigen unmittelbar an Kleinasien grenzenden Gebieten festgestellt. So wurden die Populationen aus den Gebieten um Kutaisi und am Oberlauf des Kura-Flusses in den westlichen Teilen Transkaukasiens, bzw. Südwest-Georgiens durch Schidlovski (1940, 1953) bekannt und auch ausführlich bearbeitet. Außerdem soll sie auch in Syrien, Libanon und Palästina (Ellerman & Morrison-Scott, 1951) vorkommen.

Von der Insel Rhodos (Aghios Isidoros) wurde sie als Unterart *rhodius* Festa, 1914 beschrieben, zu der Zimmermann (1953) — nach Kahmann, 1964 — auch die Populationen von Kreta stellte. Die genannten Unterarten können heute, nach ihrer Zusammenziehung durch Ellerman & Morrison-Scott (1951) und den Feststellungen von Schidlovski (1953) als eine einzige, u. zw. als *Apodemus m. mystacinus* (Danford und Alston, 1877) betrachtet werden.

Die Balkanhalbinsel wird von der anderen Unterart — *Apodemus m. epimelas* (Nehring, 1902) besiedelt. Auf der Balkanhalbinsel wurde, nach Nehring (1902), diese Maus 1881 zum erstenmal durch Winge von Dekelia, Attica gemeldet. 20 Jahre später beschrieb Nehring nach einem Exemplar aus Phocis „bei Agoriani am Parnassus" *Mus epimelas* als neue Art, die er als nahe verwandt zu *Mus mystacinus* Danf. et Alst., aber nicht identisch, beurteilte.

Den Art-Status der Balkanform behielt auch G. S. Miller (1912) bei, stellte sie aber zum ersten Male zur Gattung *Apodemus,* beschrieb ausführlich ihre morphologischen Eigenschaften und gab in einer Tabelle biometrische Maße von Exemplaren vom griechischen Festland (Tatoi bei Athen), den Jonischen Inseln Kephalonia (Argostoli) und Korfu, von Nord-Albanien und Montenegro, wie auch aus Kleinasien (Zebil, Kara Dagh, Skalita). Erst in der neuesten Zeit wurde die Felsenmaus auch auf dem Peloponnes (Artemisia, Kardamyli und Isari) durch Kahmann (1964) festgestellt. Ondrias (1965) behauptet sie sei in Griechenland „häufig auf felsigem Untergrund und im ganzen Festland, den Ionischen und Ägäischen Inseln."

In Bulgarien wurde 1953 die Felsenmaus bei Petrič im Südwesten des Landes durch

Pechev (1955) entdeckt. Später wurde sie im ganzen Strumatal von Petrič bis Küstendil und Zemen (Pechev, 1962) und am Pirin Gebirge im Mestatal in der Umgebung von Goce Delčev (Markov, 1962) gefunden. Die bulgarischen Populationen wurden besonders ausführlich durch Tz. Pechev (1962) bearbeitet.

Für die bisherigen Kenntnisse der Felsenmaus aus Jugoslawien ist besonders verdienstvoll V. Martino, der die balkanischen und anatolischen Vertreter zu einer einzigen Art vereinigte (Martino, 1930).

In der vorliegenden Arbeit sollen neue Angaben über die Verbreitung der Felsenmaus in Jugoslawien, deren morphologische Eigenschaften und taxonomische Verhältnisse, wie auch einige biologische Angaben, besprochen werden.

Untersuchungsmaterial und Methodik

Im Laufe der Jahre 1956—1963 wurden bei Exkursionen, die Verfasser zur Aufsammlung von Säugetieren für das Naturhistorische Museum zu Beograd in verschiedene Teile Jugoslawiens unternahmen, u. a. 54 Felsenmäuse verschiedenen Alters erbeutet. Die Mäuse wurden in mit geröstetem Speck- und Brotköder versehenen Schlagfallen gefangen, an Ort und Stelle in üblicher Weise und zu runden Bälgen (B) verarbeitet. Die Schädel (C) wurden lufttrocken mumifiziert und nachträglich im Laboratorium präpariert und in üblicher Weise mit einer Schublehre vermessen. Das Material wird in der Sammlung des Naturh. Museums zu Beograd aufbewahrt.

In der Sammlung des Biologischen Institutes zu Beograd befinden sich Bälge und Schädel von 34 Exemplaren (34 B, 32 C), die durch A. & B. Petrov von 1937 bis 1949 auf ähnliche Weise in Montenegro (Crna Gora) und Makedonien gesammelt wurden.

Weitere 8 Exemplare (8 B, 5 C) wurden in der Sammlung des Landesmuseums zu Sarajevo untersucht. Diese stammen von V. und E. Martino und S. Ognev und wurden auf ähnliche Weise verarbeitet und vermessen. In demselben Museum wurde auch ein Exemplar (B mit C) vom Parnassus, Griechenland (leg. O. Reiser) untersucht.

Im Természettudományi museum zu Budapest wurden Bälge von 10 Exemplaren besichtigt (3 aus Montenegro, leg. L. Führer; 5 von Dubrovnik — Lapad, Dalmatien, leg. Gy. Topál; 2 von Metković, Hercegovina, leg. L. Bécsy), die nicht in der nachfolgenden Materialliste enthalten sind.

Das Exemplar, das O. Wettstein (1942) vom Kataphigi, 1300 m, Cumerka Gebirge, N-W Griechenland, leg. M. Beier — erwähnt, wurde vergleichswegen ebenfalls untersucht (B mit C im Nath. Mus., Wien).

Alle Schädelvermessungen am untersuchten Material wurden vom Verfasser selbst in üblicher Weise, d. h. wie bei G. S. Miller (1912) ausgeführt.

Zu Dank bin ich verpflichtet den Kollegen Dr. M. Todorović — Biol. Inst. zu Beograd, S. Mikšić — Landesmus. zu Sarajevo, Dr. K. Bauer — Nath. Mus. Wien und Dr. Gy. Topál — Term.-mus. Budapest für die Ermöglichung der Untersuchung des entsprechenden Materials.

Zur Feststellung der Verbreitung und zu Kalkulationen mit biometrischen Werten wurden auch diesbezügliche verwendbare Angaben aus der Literatur benutzt. Das bezieht sich auf folgende Exemplare: 3 m. und 2 w. aus Montenegro, leg. L. Führer — nach G. S. Miller (1912); 3 w. von Cetinje und 1 w. von Čevo, Montenegro, leg. V. und E. Martino — nach V. Martino (1933); 1 m. und 3 w. von Senečke livade, Bistra Gebirge, Makedonien, leg. V. Martino — nach V. Martino (1934); 2 m. von der Höhle Stražbenica bei Šibenik, Dalmatien, leg. M. M. Roguljić — nach B. Djulić (1960); 3 m. und 2 w. von T. Veles, leg. Malec und Storch und 1 w. von Banja Bansko bei Strumica, leg. Malec, Makedonien — nach Malec und Storch (1963). (Zusammen: 8 m. und 13 w. — 21 Exemplare.)

Liste der untersuchten Felsenmäuse aus Jugoslawien

Sammelort mit Höhe über dem Meere in m	Sammeldatum	Exempl. nach Geschlecht: männl. — weibl.
Sammlung des Naturh. Museums zu Beograd (leg. DJ. MIRIĆ)		
Šajince westlich Trgovište, 600 m, Serbien	18. 8. 1963	— — 1
Psača westlich Kriva Palanka, 550 m, Makedonien	22. u. 27. 8. 1963	9 — 14
Mlado Nagoričano bei Kumanovo, 450 m, Maked.	21. 8. 1963	2 — —
Bolovan östlich Gevgelija, 200 m, Makedonien	3. 9. 1963	— — 1
Elen Vrv bei Ohrid, 1150 m, Makedonien	24.—29. 7. 1956	3 — 3
Šipokno bei Ohrid, 900 m, Makedonien	28. 7. 1956	5 — 4
Kopane vode bei Prizren, 1620 m, Kosmet	24.—25. 5. 1956	5 — 1
Peć, 550 m, Kosmet (Kosovo mit Metohiën)	27. 10. 1958	1 — 1
Ulcinj, 20 m, Montenegro	26.—27. 7. 1960	2 — 1
Makarska, 50 m, Dalmatien	13. 8. 1957	1 — 1
Sammlung des Biolog. Inst. zu Beograd (leg. A. und B. PETROV)		
Dojran See, 150 m, Makedonien	13. 5. 1949	1 — 2
Bogdanci östlich Gevgelija, ca. 70 m, Makedonien	4.—6. 5. 1949	3 — 4
Konjsko westl. Gevgelija, 800 m, Makedonien	30. 8. 1938	— — 1
Ohrid, 700 m, Makedonien	8. 1. 1937	— — 1
Dodoši am Skadar See, Montenegro	16. —21. 3. 1947	15 — 6
Rijeka Crnojevića, Skadar See, Montenegro	13. 3. 1947	1 — —
Sammlung des Landesmuseums zu Sarajevo		
Cetinje, 700 m, Montenegro (leg. V. & E. MARTINO)	16. 12. 1923	1 — 1
Domanovići bei Čapljina, Herceg. (leg. E. MARTINO)	10. 4. 1948	1 — 2
Domanovići, Hercegovina (leg. S. OGNEV)	10. 4. 1948	2 — —
Bačuna bei Ploče, Hercegovina (leg. V. MARTINO)	26. 2. 1949	— — 1
	Zusammen Exemplare: 96 —	52 — 44

Um biometrische Werte jugoslawischer Exemplare mit denselben von Exemplaren anderer Populationen (aus der Literatur) vergleichen zu können, wurden bei diesbezüglichen statistischen Berechnungen nur erwachsene Exemplare in Betracht gezogen. Die verfügbaren Exemplare wurden entsprechend dem Abnutzungsgrad ihrer Molaren nach der Methode von H. FELTEN (1952) in 5 Altersklassen aufgeteilt. Zu statistischen Berechnungen wurden nur Altersklassen 3—5 verwandt. Da die Zahnabnutzung auch von Faktoren abhängt, die mit dem wirklichen Alter nicht in Verbindung stehen, wurden auch Exemplare der Altersklasse 2 als erwachsen betrachtet, wenn diese nach dem Stand der Geschlechtsorgane (vollausgewachsene Testis, Befruchtungsmerkmale am Uterus) als geschlechtsreif befunden wurden.

Verbreitung der Felsenmaus in Jugoslawien

Die Felsenmaus *(Apodemus mystacinus* Danf. et Alst. 1877) wurde zuerst von G. S. MILLER (1912) als Glied der Säugetierfauna Jugoslawiens gemeldet. In seinem Standardwerk über die Säugetiere Europas werden 6 Exemplare von Montenegro (leg. L. FÜHRER) verzeichnet, leider ohne genaue Ortangabe.

Viel genauer in der Ortbestimmung ist auch MARTINO (1930) in seinem „Bestimmungsschlüssel für Nagetiere“ nicht, wo wir die Behauptung finden, daß diese Maus in Montenegro und Dalmatien westwärts bis zur Neretva verbreitet ist.

Drei Jahre später finden wir wieder bei MARTINO (1933) in einer Studie über die Verbreitung der Untergattung *Sylvaemus* in Jugoslawien etwas mehr Angaben über die Felsenmaus. Die beigelegte Maßtabelle umfaßt u. a. auch 6 Felsenmäuse: aus Montenegro — 4 (Cetinje — 3; Čevo, ca. 30 km nördlich von Cetinje — 1) und vom Olympus, Griechenland — 2.

Angaben über 4 neue Exemplare vom Radika Fluß, 700—800 m, Bistra Gebirge, Makedonien veröffentlichte MARTINO 1934. Dabei erwähnt MARTINO als Fundstellen dieser Art die Umgebung von Prilep, Ohrid und Gevgelija (Süd-Makedonien). In einem noch späteren Werk setzte MARTINO (1939) die Linie Gostivar—Prilep—Kočane als Nordgrenze des geschlossenen Verbreitungsgebietes der Art fest und identifiziert, in Verbindung damit, die Grenze des Mittelmeerfaunengebietes mit der Verbreitungsgrenze der petricolen Säugetiere, von denen er die Felsenmaus als einen hervorragenden Vertreter bezeichnet.

Auf den bisher angeführten Angaben fußend führen die Felsenmaus für Jugoslawien auch ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951), VAN DEN BRINK (1957), DJULIĆ und TORTIĆ (1960) und MATVEJEV (1960 a, 1960 b) auf.

Aus den Sammlungen des Zoologischen Institutes der Akademie der Wissenschaften der UdSSR untersuchte SCHIDLOVSKI (1953) Exemplare die von L. FÜHRER und von V. und E. MARTINO und seinen Gehilfen O. GREBENŠČIKOV und B. PETROV u. a. auf dem Balkan gesammelt wurden — zusammen 34 Exemplare — und erwähnt diesbezüglich folgende Fundorte aus Jugoslawien: Domanovići, Mostar, Gradina bei Čapljina (Hercegovina); Dubrovnik (Dalmatien); Cetinje, Bajelovica, Danilovgrad, Šebenik, Vranina, Velje Brdo (Montenegro); Prilep, Ohrid, Radika Fluß (Makedonien).

Neuere Angaben über die Felsenmaus aus Jugoslawien geben DJULIĆ (1960) und MALEC und STORCH (1963). Zwei jugendliche Exemplare, die in der Höhle Stražbenica bei Vrpolje, 10 km entfernt von Šibenik in Dalmatien, erbeutet wurden, beschreibt DJULIĆ (1960). Durch diesen Fund wurde die von MARTINO (1930, 1933, 1939) wiederholt an die Neretva gesetzte Westgrenze des Areals bedeutend westwärts gerückt. In derselben Arbeit werden auch, nach Exemplaren im Landesmuseum zu Sarajevo, zwei Örtlichkeiten am Unterlauf der Neretva erwähnt u. zw. Domanovići bei Čapljina am Ostufer und das Gebiet Bačuna bei Ploče westlich des Mündungsgebietes.

MALEC und STORCH unternahmen 1962 zwei Exkursionen nach Makedonien. Felsenmäuse sammelten sie Anfang April auf den Kämmen der Karstberge (800 m) bei Titov Veles (5 Exempl.) und Anfang September bei Banja Bansko (265 m) in der Nähe von Strumica (1 Exempl.).

Neue Fundorte der Felsenmaus in Jugoslawien können der oben zitierten Materialliste (und von den Exemplaren aus dem Termeszettudományi museum zu Budapest) entnommen werden u. zw. für:

Serbien — Šajince am Pčinja Fluß westlich von Trgovište;

Makedonien — Psača am Kriva reka Fluß westlich von Kriva Planaka, Mlado Nagoričano östlich Kumanovo, Dojran, Bogdanci und Bolovan östlich von Gevgelija, Konjsko westlich von Gevgelija, Šipokno und Elen vrv bei Ohrid;

Kosmet (Kosovo mit Metohien) — Kopane vode östlich von Prizren, Peć;

Montenegro — Dodoši und Crnojevića Rijeka am Skadar See, Ulcinj an der montenegrinischen Adria-Küste;

Hercegovina — Metković am Unterlauf der Neretva;

Dalmatien — Makarska am Fuße des Biokovo Gebirges, Lapad bei Dubrovnik.

Durch diese neuen Meldungen werden nicht nur neue Fundorte im bisher bekannten Areal, sondern auch bedeutende Arealerweiterungen festgestellt (siehe Verbreitungskarte!). Als bemerkenswerte Arealerweiterung können die Meldungen aus Serbien und Kosmet, die gleichzeitig Erstmeldungen für diese Gebiete sind, und aus Nordost-

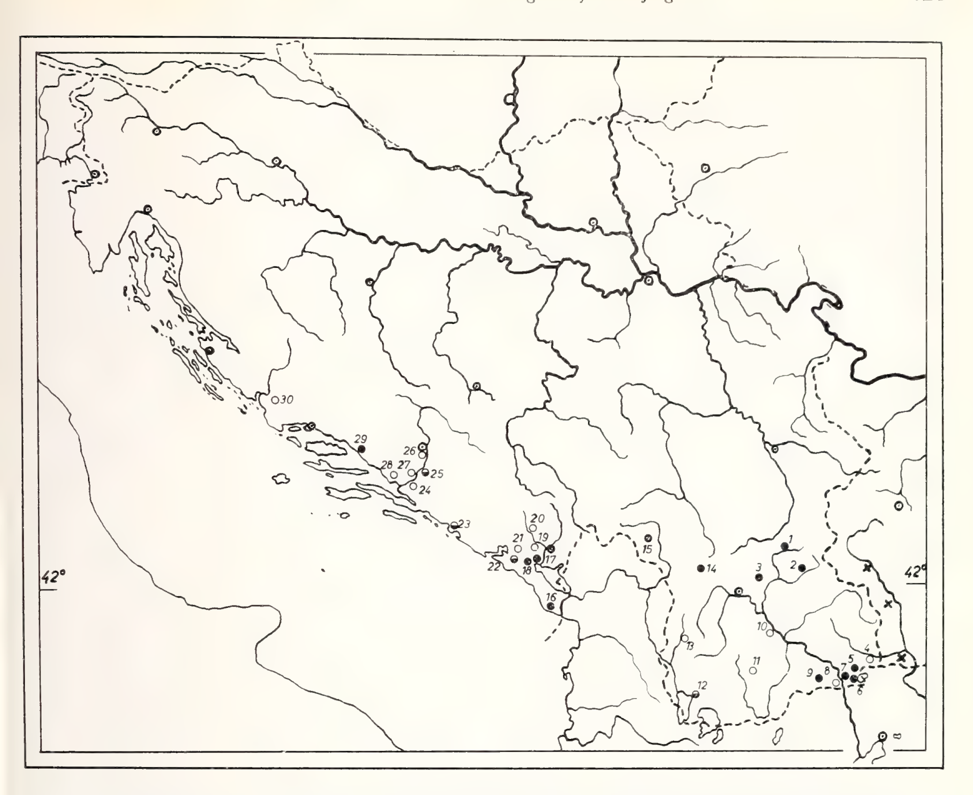


Abb. 1. Fundplätze der Felsenmaus *(Apodemus mystacinus epimelas* Nehr.) in Jugoslawien — 1 = Šajince (Serbien), 2 = Psača (Makedonien), 3 = Mlado Nagoričano, 4 = Banja Bansko, 5 = Bolovan, 6 = Dojran, 7 = Bogdanci, 8 = Gevgelija, 9 = Konjsko, 10 = T. Veles, 11 = Prilep, 12 = Ohrid, Elen Vrv und Šipokno, 13 = Radika Fluß, 14 = Kopane Vode (Kosmet), 15 = Peć, 16 = Ulcinj (Crna Gora), 17 = Dodoši, 18 = Rijeka Crnojevića, 19 = Šebenik, Vranina und Velje Brdo, 20 = Danilovgrad und Bajelovica, 21 = Čevo, 22 = Cetinje, 23 = Dubrovnik und Lapad (Dalmatien), 24 = Metković (Hercegovina), 25 = Domanoviće, 26 = Mostar, 27 = Gradina, 28 = Bačuna, 29 = Makarska (Dalmatien), 30 = Höhle Stražbenica bei Šibenik, x — Verbreitung in Bulgarien entlang des Struma-Flusses, — Angabequellen • — Belege, ○ — Literatur, ◒ Belege und Literatur

Makedonien (Psača, Mlado Nagoričano) betrachtet werden. Von Bedeutung sind auch die Meldungen von Ulcinj, Lapad bei Dubrovnik, Metković und Makarska. Diese Funde, mit den früher erwähnten von Dubrovnik, am Neretva-Unterlauf (Domanovići, Gradina, Bačuna) und bei Šibenik, beweisen, daß die Felsenmaus von der albanischen Grenze bis hinauf zu Šibenik überall dicht an die Meeresküste heranrückt. Auf den der Küste vorgelagerten adriatischen Inseln wurde sie bisher noch nicht festgestellt.

Wie weit diese Art in Dalmatien, Bosnien, Hercegovina und Montenegro landeinwärts dringt, ist noch nicht entschieden. In Makedonien, bzw. Serbien wissen wir durch die neuen Funde schon etwas mehr. Dort wurde die Grenze des geschlossenen Verbreitungsgebietes bis zu der Linie Peć-Prizren-Kumanovo-Trgovište nach Norden und landeinwärts vorgerückt. Von Trgovište ist es nicht weit über die jugoslawisch-bulgarische Staatsgrenze zu Küstendil und Zemen, den Nordpunkten der Verbreitung dieser Art in Bulgarien entlang des Strumatales.

Verbreitung und Klima

Betrachtet man auf einer Landkarte das Verbreitungsgebiet der Felsenmaus in Jugoslawien, so zeigt sich daß es aus zwei Teilen besteht: aus einem kontinentalen und einem der sich als ein mehr oder weniger schmaler Streifen entlang der Adriatischen Küste hinzieht. Diese zwei Teile sind nicht nur geographisch verschieden, sondern einigermaßen auch klimatisch, obwohl beide in den Einflußbereich des mediterranen, bzw. gemäßigten mediterranen Klimas fallen.

Der kontinentale Teil des Verbreitungsgebietes der Felsenmaus umfaßt ganz Makedonien, die südlichen Teile Süd-Serbiens und Kosmet. Als Übergangszone sind einige kontinentale Teile Montenegros dazuzurechnen. Die Nordgrenze der Verbreitung der Art verläuft in diesen Gebieten in ost-westlicher Richtung etwas nördlich des 42. Breitengrades. In derselben Höhe liegt die Nordgrenze der Verbreitung dieser Art auch im Strumatal in Bulgarien und in Transkaukasien. Es liegt nahe zu denken, daß ein solcher Verlauf der Nordgrenze, neben anderen Faktoren, vorwiegend durch klimatische Verhältnisse bedingt ist. Diese Grenze verläuft in Jugoslawien nicht nördlicher von Orten, deren mittlere Jahrestemperatur im kältesten Wintermonat, im Januar, unter 0° liegt, umfaßt aber alle Örtlichkeiten mit einer höheren mittleren Januartemperatur wie z. B. Kočane (in Ostmakedonien, etwas südlich des 42. Breitengrades) mit 1,5°; Skolpje mit 0,6°; Prizren mit 0,5°; Peć mit 0,3° und Cetinje mit 0,6° C mittlerer Januartemperatur; (nach P. Vùjevic 1953). Diese Verbreitungsgebiete der Felsenmaus sind auch bekannt als Gebiete mit den wenigsten Schneetagen im kontinentalen Teil Jugoslawiens: Makedonien mit 5,4—16,9; Kosmet mit 12,4—19,0 und Montenegro 1,4—4,1 Schneetagen jährlich (Vùjević). Diese Gebiete zeichnen sich auch durch die niedersten Werte für die relative Luftfeuchtigkeit im Jahresdurchschnitt für den kontinentalenTeil Jugoslawiens aus: Makedonien mit 70%, Kosmet mit 72% und Montenegro (Zeta) mit 72%. Außerdem sei bemerkt, daß die Felsenmaus in diesen Gebieten immer in südwärts exponierten trockenen Lagen vorgefunden wurde, in denen die erwähnten klimatischen Eigenschaften noch stärker zum Ausdruck kommen.

Im Küstenland erfährt das Verbreitungsareal der Felsenmaus eine weite Ausdehnung in nordwestlicher Richtung und erreicht hier — soweit nach dem heutigen Stand unseres Wissens ersichtlich — bereits 44° N. Der Fundort Stražbenica bei Šibenik ist somit nicht nur der westlichste, sondern auch der nördlichste bisher bekannte. Dieser weite Verbreitungsausläufer der Felsenmaus ist durch die besonderen klimatischen Verhältnisse Dalmatiens bedingt. Šibenik an der Küste liegt auf gleicher Höhe mit Sarajevo, Čačak und Zaječar im Landesinneren, hat aber ein viel milderes Klima. Nach Vujević herrschen entlang der Adriatischen Küste hohe Temperaturen einerseits wegen schwacher Bewölkung im Laufe des Sommers und wegen den kahlen Kalksteinen die sich im Laufe des Sommers stark und schnell erhitzen und andererseits wegen der Oberfläche des Adriatischen Meeres, das als Teil des vom kühleren Ozean abgeschlossenen Mittelmeeres, mit seiner relativ hohen Temperatur einer Erhitzung des Festlandes nicht stark entgegenwirkt. Die bis zu 1700 m sich erhebenden Ketten der Dinarischen Berge verlaufen dicht an der Küste entlang und hindern das Eindringen eines solchen milden Klimas in das Landesinnere. Nur zwei Flüsse, Neretva und Krka, durchbrechen diese Gebirgsketten quer bis zur Küste, und entlang ihrer Täler dringt auch das milde Küstenklima mehr landeinwärts (z. B. in die Hercegovina). Entlang des Neretvatales dringt auch die Felsenmaus mehr landeinwärts (Mostar). Die mittleren Temperaturen des kältesten Monats (Januar) verhalten sich (nach Vujević) von SO nach NW entlang der Küste wie folgt: Titograd (etwas landeinwärts) 5,2°; Budva 8,5°; Dubrovnik (Gruž) 7,8°; Mostar (landeinwärts an der Neretva) 5,2°; Split 7,8°; Zadar 7,4°; Senj 5,7°; Rijeka 6,3° und Pula 6,3° C. Die Zahl der Tage mit Schnee beträgt in der Hercegovina 1,9—11,5; im Küstengebiet 1,3—10,3 durchschnittlich. Die relative Luftfeuchtigkeit be-

trägt in der Hercegovina 62 %, im mittleren Teil des Küstenlandes (z. B. Šibenik) 64 % im Jahresdurchschnitt.

Dalmatien ist also wärmer, schneefreier und lufttrockener als Makedonien. Diese klimatischen Verhältnisse sind für die Existenz dieser wärme- und trockenheitsliebenden Art im Küstenland günstiger als in den kontinentalen Teilen des Areals. Wenigstens könnte sie, nach diesen, noch viel weiter nach Norden, bzw. Nordwesten verbreitet sein als es bisher festgestellt wurde. Einer solchen Ausbreitung dürften einigermaßen die größeren Niederschlagsmengen im Küstenland entgegenwirken. Ein besonderer Einfluß der Niederschlagsmengen auf die Verbreitung der Felsenmaus ist zwar nicht klar ersichtlich. Im Bereiche ihres Areals liegen die an Niederschlägen ärmsten (Makedonien und Kosmet) und reichsten (das Küsten- und unmittelbar benachbarte Hinterland) Gebiete Jugoslawiens. Die folgende Liste von Örtlichkeiten mit ihnen entsprechenden mehrjährigen Durchschnittswerten (nach Vujevič) illustriert die interessante Tatsache, daß in Jugoslawien die Felsenmaus in Gebieten mit extrem verschiedenen Niederschlagsmengen vorkommt: T. Veles — weniger als 500 mm; Gevgelija, Mlado Nagoričano — 500 bis 600 mm; Ohrid, Prizren, Peć — 600 bis 800 mm; Metković, Šibenik — 800 bis 1200 mm; Dubrovnik, Mostar, Makarska — 1200 bis 1600 mm; Titograd — 1600 bis 2000 mm; Dodoši, Rijeka Crnojevića — 2000 bis 2500 mm; Cetinje — über 3000 mm. Vergleicht man die oben angegebenen Werte für die relative Feuchtigkeit mit den Werten der Niederschlagsmengen, so ist zwischen ihnen keine korrelative Verbindung festzustellen.

Es ist zu erwarten daß eine Art, die so stark an Wärme- und Trockenheitsverhältnisse gebunden ist wie die Felsenmaus, in Verbindung mit dem allmählichen Zunehmen der Wärme und Trockenheit im Postpleistozän, im Begriffe ist, ihr Areal zu erweitern. Ihr Vorkommen hauptsächlich entlang der Täler größerer Flüsse die gen Süden fließen (Struma, Vardar mit Pčinja, Drim, Morača mit Zeta, Neretva), wie auch entlang des verhältnismäßig schmalen Küstenstreifens deutet auf eine solche Ausbreitung hin. In Transkaukasien stellte Schidlovski (1953), auf Grund langjähriger Fanguntersuchungen, ein schnelles Vordringen dieser Art in nördlicher Richtung fest. Das widerspricht der Behauptung von B. Djulić (1960), daß diese Art „auf diesem Territorium (Umgebung von Šibenik — Anm. d. Verf.) seit sehr langer Zeit verbreitet ist". Den Anlaß zu einer solchen Behauptung fand Djulić im Fund von Resten von *A. mystacinus* D. et A. aus einer Knochenbrekzie aus dem Altpleistozän (Biharium) von Podumci bei Šibenik (in der Nähe der Höhle Stražbenica), der durch Kowalski (1958) gemacht wurde. Ein solcher Fund beweist jedoch nicht die ständige Anwesenheit der Art in diesen Gebieten seit dem Altpleistozän. Zu seinen Funden gibt Kowalski (1958) folgende Klimabeschreibung: „Das Klima war zur Zeit der Bildung der Brekzie von Podumci verhältnismäßig warm, worauf die für die terra rossa typische rote Farbe, die Anwesenheit der *Celtis*-Früchte und das Auftreten solcher Tierformen wie *Rhinolophus ferrumequinum* (Schreber) und *Apodemus mystacinus* Danford et Alston hinweist. Wahrscheinlich war dieses Klima dem heutigen Mittelmeerklima ähnlich". Näher der Wahrheit wird die Annahme sein, daß die Ausdehnung des Verbreitungsgebietes der Felsenmaus sich in Verbindung mit den Klimaschwankungen im Pleistozän (und Holozän) änderte. Während der eiszeitlichen Kälteperioden wird es sich regressiv verkleinert haben und während der wärmeren Zwischenperioden, wie z. B. heute und zur Zeit der Entstehung der Knochenbrekzie von Podumci, wird es sich erweitert haben.

Der biogeographischen Einteilung Jugoslawiens durch Matvejev (1960) folgend kann festgestellt werden, daß *Apodemus mystacinus* Danf. & Alst. in Jugoslawien folgende biogeographische Provinzen besiedelt:

1. Die Provinz der mediterranen küstenländischen Waldungen und Machie. — Klima: milde und feuchte Winter, heiße und trockene Sommer. Die Felsenmaus besiedelt heute die östliche, teilweise auch die westliche Subprovinz.

2. Die Provinz der mediterranen steinigen Halbwüsten. – Klima: ziemlich kühle Winter ohne ständige Schneedecke, heiße und trockene Sommer. Die Felsenmaus besiedelt hier steinige Übergangsbiotope mit zerstreuten Büschen.
3. Die Provinz der europäischen Laubwälder (teilweise). Zu dieser Provinz sind die größten Teile des jugoslawischen Festlandes zu rechnen. Die Felsenmaus besiedelt nur sehr beschränkte Teile dieser Provinz, u. zw. die Makedonische Mark der Subprovinz der submediterranisch-balkanischen Wälder (meist durch menschliche Tätigkeit degradierte Holzgewächsbestände auf steiniger Unterlage im Verbreitungsbereich von *Paliurus aculeatus* und *Juniperus oxycedrus).*

   Da *Apodemus mystacinus* eine petricole Art ist, sucht sie in den erwähnten biogeographischen Provinzen nur entsprechende Lebensräume auf.

Morphologische Eigenschaften der Felsenmaus aus Jugoslawien

In der Körper- und Schädelform ist die Felsenmaus am ähnlichsten einer Gelbhals- oder Waldmaus, obwohl auch bedeutende Unterschiede bestehen. Auffallendere Unterschiede zeigen sich in der Farbe des Haarkleides, im Schädelbau und in den biometrischen Ausmaßen.

Die Farbe des Haarkleides ist bei der Felsenmaus aschgrau und dadurch unterscheidet sie sich auf den ersten Blick von anderen *Apodemus*-Arten, die alle mehr oder minder rotbraun gefärbt sind. Eigentlich ist ihr Haarkleid nur obenan und an den Flanken aschgrau, unten ist es weiß. Die Grenzlinie ist gut ausgeprägt.

Die graue Grundfarbe der Oberseite ist (beim Sommerkleid erwachsener Exemplare aus Jugoslawien) mit einem mehr oder weniger blassen Ocker untermischt und mit einem stärker oder schwächer ausgeprägten schwarzen Ton überflogen. Der schwarze Überflug nimmt von den Seiten zur Rückenmitte und vom Scheitel bis zum Schwanz allmählich zu, so daß das Tier entlang des Rückens, speziell in der Kreuzgegend am dunkelsten erscheint, jedoch ist kein schwarzer Aalstrich, wie bei *Apodemus agrarius,* zu bemerken. Die gelben oder ockerfarbenen Beimengungen kommen an den Flanken, besonders in unmittelbarer Nähe der Seitenlinie und am Vorderteil des Körpers besser zum Ausdruck. Auf Flächen, die von hinter den Ohren bis zu den Austrittsstellen der Vorderextremitäten sich erstrecken, wie auch auf einem schmalen Ring um jedes Auge herum, kommt das Ocker am stärksten zum Ausdruck. Der Augenlidrand ist schwarz.

Die Pigmentierung des Haarkleides verschiedener Exemplare unterliegt bedeutenden Variationen. Bei intensiv pigmentierten Exemplaren sind die schwarzen, wie auch die ockergelben Farben stärker betont und unterdrücken die graue Grundfarbe bedeutend. Bei schwach pigmentierten Exemplaren verblaßt das Ocker zu einem wässerig-gelben oder rahmfarbenen Ton; der schwarze Überflug schwindet bedeutend, und die aschgraue Grundfarbe kommt voll zum Ausdruck. In solchen Fällen ist der schwarze Überflug nur auf die Rückenmitte begrenzt, und in extremen Fällen ist er sogar in der Kreuzgegend kaum bemerkbar. Bei Exemplaren mit starker Pigmentierung ist der schwarze Überflug stark ausgeprägt und weiter verbreitet, in extremen Fällen überdeckt er teilweise auch das Ocker an den Flanken. Stark dunkel gefärbte Individuen sind in den jugoslawischen Populationen selten (ca. 2–3 %), sehr helle sind etwas häufiger (ca. 15 %). Am häufigsten sind die verschieden abgestuften Zwischenformen.

Diese Variationen in der Pigmentierungsintensität konnten, nach bisherigen Beobachtungen, nicht in Verbindung mit Alter, Geschlecht oder Population gebracht werden.

Das Variieren des Haarkleides verschiedener Individuen wurde schon früher von verschiedenen Autoren bemerkt (Schidlovski, 1953; Pechev, 1962; Malec und Storch, 1963). Nehring's (1902) Beschreibung der Farbe des Holotypes der Balkan-Unterart und deren Benennung *(epimelas* – obenauf schwarz) entspricht der Färbung

eines sehr dunklen Exemplares. Daraus schloß NEHRING, daß die Balkanform schwärzer als die kleinasiatische ist. Dennoch fand SCHIDLOVSKI (1953), der Serien aus Georgien und aus der Umgebung von Trapezund (Skalita und Sumela) mit einer Serie von der Balkanhalbinsel, vorzüglich aus Jugoslawien verglich, daß die Exemplare vom Balkan heller gefärbt sind als die kleinasiatischen und transkaukasischen. Diesbezüglich schreibt SCHIDLOVSKI (1953): „Der schwarze Überflug entlang des Rückens, bezeichnend für transkaukasische und kleinasiatische Populationen, ist bei den balkanischen schwach ausgeprägt, sogar bis zum völligen Verschwinden, während das Gelbe, besonders an den Flanken, gut bemerkbar ist".

Einzelhaare sind ca. 10—13 mm lang (Grannenhaare). Sie sind an der Basis schiefergrau (6—8 mm), werden nach einer wässerig-gelben Übergangszone gelb bis ockerfarben (2—3 mm) und sind an den Spitzen (2—5 mm) glänzend schwarz. Die Ausdehnung und Intensität der Färbung der einzelnen Zonen ist je nach Körperteil und Exemplar verschieden. Bei dunklen Individuen sind in der Kreuzgegend einzelne Grannenhaare (ca. 10 %) in ganzer Ausdehnung schwarz. An den Flanken fehlen schwarze Haare völlig. Bei hellen Exemplaren sind auch in der Rückengegend bei vielen Haaren (bis zu 25 %) keine schwarze Spitzen zu bemerken.

Die Unterseite der Felsenmaus ist weiß, manchmal mit kaum merklichem rahmfarbenen Anflug. Das Schiefergrau der Haarbasen schimmert durch. Kehlfleck wurde (bei 96 Exemplaren) nicht beobachtet. SCHIDLOWSKI (1953) fand bei 3 Exemplaren von 260 aus Georgien einen blassen gelbgrauen Kehlfleck.

Die Füße sind oberseits kurz weiß behaart. Die Sohlen sind kahl, mit 6 Schwielen. Ohren sehr schütter kurz behaart, schwärzlichbraun.

Schnurrhaare sind bis zu 5 cm lang. Die um den Mund herum stehenden sind weiß, die weitest entfernt stehenden glänzend schwarz, die in den mittleren Reihen stehenden langen Vibrissen an den Basen und in der Mitte glänzend schwarz und am dünnen,

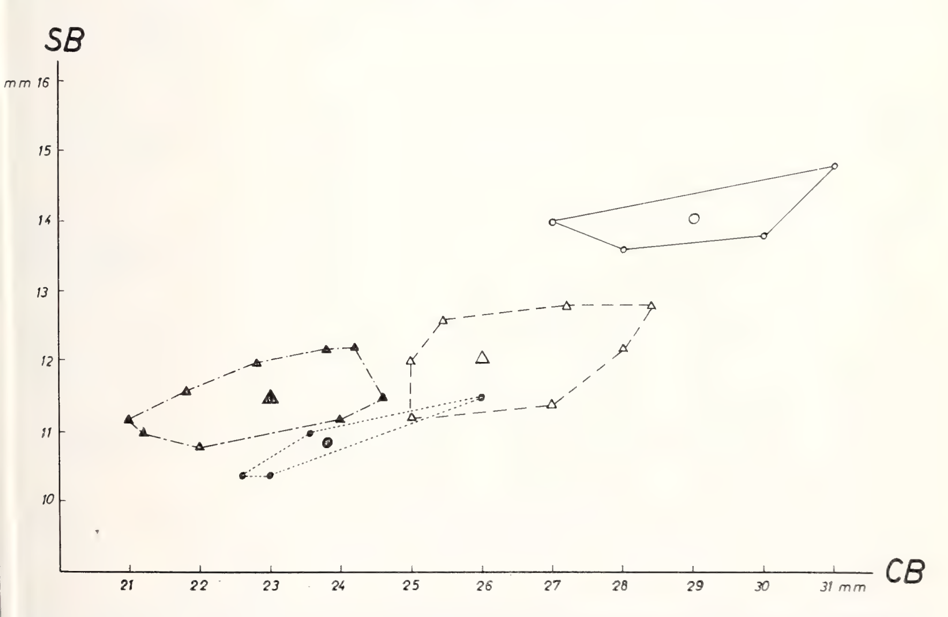


Abb. 2. Bereich und Mittelwerte des Verhältnisses der Schädelbreite (SB) zur Condylobasallänge (CB) bei *Apodemus mystacinus* D. et A. ○———, n — 15, *A. flavicollis* Melch. △— — —, n — 61, *A. sylvaticus* L. ▲ — . —, n — 71 und *A. agrarius* Pall. ● . . ., n — 9, aus West- und Mitteleuropa, von der Balkanhalbinsel und aus Kleinasien (Nach Maßen von G. MILLER, 1912)

terminalen Drittel weiß. Der Schnurrbart erscheint von vorn-unten vorwiegend weiß, von hinten-oben vorwiegend schwarz.

Der Schwanz ist zweifarben: oben schwarz, unten weiß mit scharfer Trennungslinie. Glänzendschwarze Schwanzbehaarung schütter und kurz (2—3 mm). Schuppenringe (ca. 170—180) gut sichtbar. Schwanzende (1—2 cm) dichter behaart, zweifarbene Terminalhaare 3—4 mm lang.

Das Jugendkleid ist oberseits blaugrau, unterseits schiefergrau mit schwachem, weißem Anflug. Der Farbübergang an den Seiten ist allmählich, ohne Spur einer Tren-

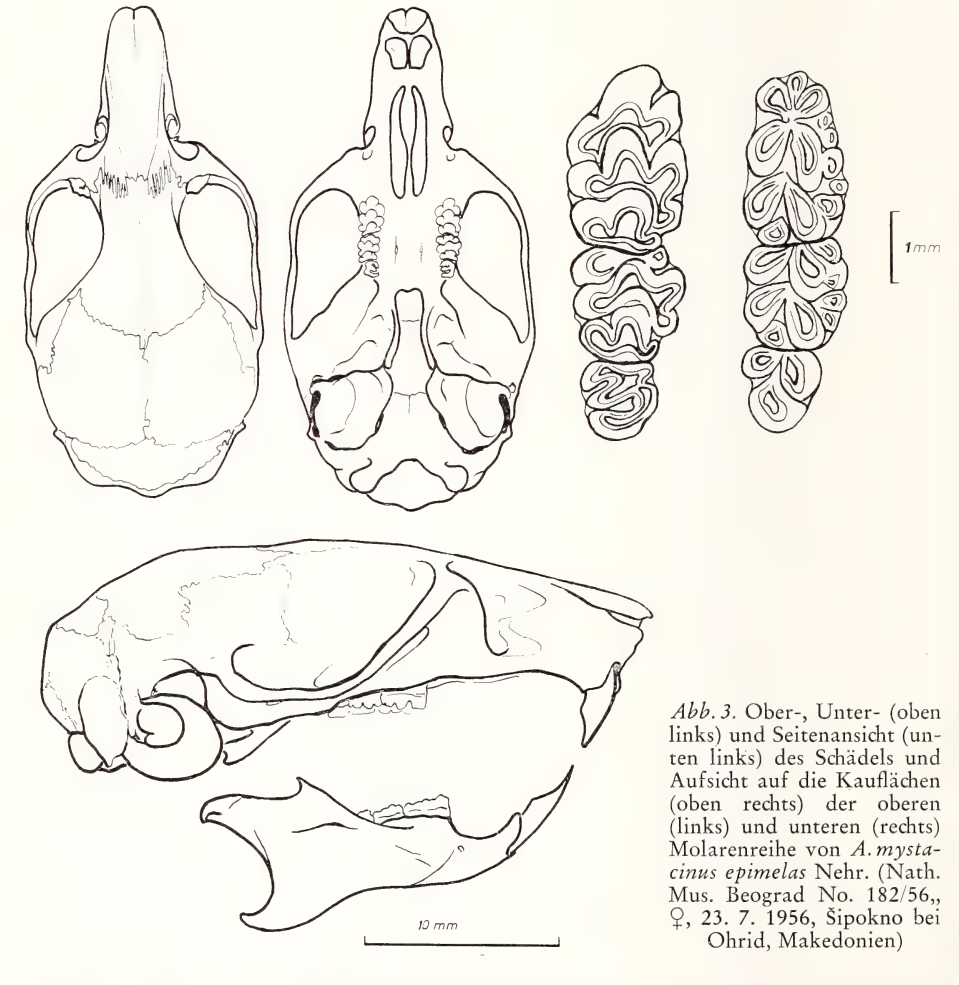


Abb. 3. Ober-, Unter- (oben links) und Seitenansicht (unten links) des Schädels und Aufsicht auf die Kauflächen (oben rechts) der oberen (links) und unteren (rechts) Molarenreihe von *A. mystacinus epimelas* Nehr. (Nath. Mus. Beograd No. 182/56,, ♀, 23. 7. 1956, Šipokno bei Ohrid, Makedonien)

nungslinie. Schwarze und gelbockerige Farbtöne, wie auch die scharfe Trennungslinie, kommen erst bei subadulten Exemplaren allmählich zum Vorschein.

Während des Haarwechsels sind frischwachsende Haare ebenfalls blaugrau. Am Winterkleid sind die Haare etwas dichter und länger, möglicherweise auch mit mehr gelben und ockerigen Beimengungen, was aber nicht entschieden behauptet werden kann.

Der Schädel von *A. mystacinus* D. & A. ist lang, schlank, mit runder Hirnkapsel und, allgemein genommen, von der Form anderer *Apodemus*-Arten aus Jugoslawien.

Das Rostrum ist schmal und lang. Am ähnlichsten ist er dem Schädel einer Gelbhalsmaus, es sind aber auch bedeutende Unterschiede zu vermerken.

Von den Schädeln anderer *Apodemus*-Arten unterscheidet er sich nicht nur durch seine größeren Ausmaße, sondern auch durch einige Abweichungen in der Bauform. Die bedeutendsten Unterschiede im Schädelbau liegen in der Form des Vorderrandes der Anteorbitalplatte, in der Konstruktion der Molarenflächen, der Form des Zwischenscheitelbeines und der Form der vorderen Außenwinkel der Scheitelbeine.

Größenunterschiede der Schädel jugoslawischer *Apodemus*-Arten sind gut ersichtlich an einem Diagramm, welches das Verhältnis zwischen Schädelbreite und Condylobasallänge bei den 4 Arten gegenüberstellt (Fig. 2).

In seiner Bauform unterscheidet sich der Schädel der Felsenmaus (Abb. 3) einerseits vom Schädel der Brandmaus und andererseits vom Schädel der Gelbhals- und Waldmaus. Das Fehlen von Längsleisten an den Stirnbeinen am Oberrand der Orbiten

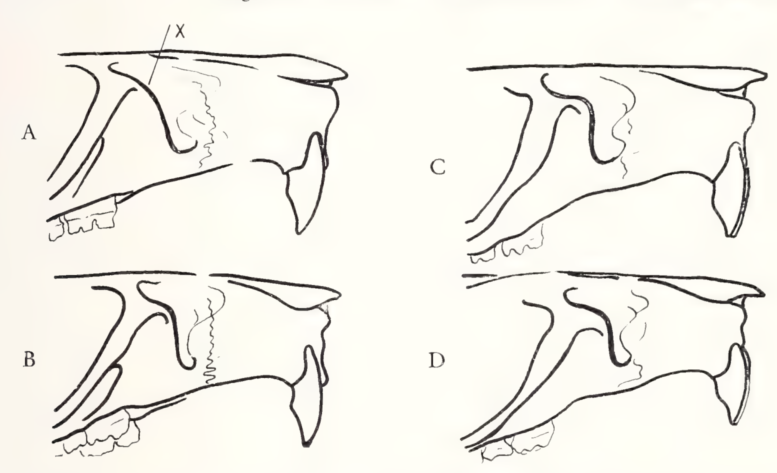


Abb. 4. Profilansicht des Rostrums: A. *A. m. epimelas* D. et A. (♀, Šipokno), B. *A. sylvaticus* L. (♂, Kraljevo), C. *A. flavicollis* Melch. (♂, Košutnjak bei Beograd), D. *A. agrarius* Pall. (♀, Pančevo). (Nath. Mus. Beograd, No. 182/56, 46, 799, 545.) x — Vorderrand der Anteorbitalplatte

unterscheidet ihn, neben den weiter unten erwähnten Sonderheiten, vom Schädel der Brandmaus *(A. agrarius* Pall.).

Der schräg nach vorne abfallende Vorderrand der Anteorbitalplatte (Außenrand des Foramen infraorbitale) ist ein gutes Unterscheidungsmerkmal gegenüber den Schädeln der Wald- und Gelbhalsmaus, bei welchen dieser Rand aufrecht verläuft (Abb. 4). Darauf machte zuerst SCHIDLOVSKI (1953) aufmerksam. — Auf der Kaufläche des M^1 und M^2, wie auch bei M_1, bestehen in der Außenreihe 4 Höcker. Der hintere, akzessorische, fehlt bei den anderen *Apodemus*-Arten. Dies wurde von MILLER (1912) als sicheres Unterscheidungsmerkmal hervorgehoben, aber von SCHIDLOVSKI (1953) bezweifelt. SCHIDLOVSKI bemerkt, daß auch bei *A. sylvaticus* Exemplare mit diesem Merkmal vorkommen können. — Die vorderen Winkel der Scheitelbeine sind bei der Felsenmaus keilförmig nach vorne ausgezogen und spitz; bei den anderen *Apodemus*-Arten sind diese Winkel nicht ausgezogen und nicht spitz. — Die Form der Zwischenscheitelbeine entspricht einem Trapez, die der anderen *Apodemus*-Arten einem Kreisabschnitt.

Beim Vergleich von Schädeln der Felsenmaus aus Georgien und Kleinasien mit denen von der Balkanhalbinsel, fand SCHIDLOVSKI (1953) keine Unterschiede im Bau. Unterschiede zeigten sich nur in den Ausmaßen und in den Größenverhältnissen.

Biometrische Angaben

Biometrische Angaben werden oft zum Unterscheiden morphologischer Eigenschaften einzelner systematischer Einheiten und Populationen von Säugetieren herangezogen. Von den europäischen *Apodemus*-Arten ist, wie schon oben gezeigt wurde, die Felsenmaus zweifellos die größte. An Wuchs übertrifft sie auch die große Gelbhalsmaus, ohne dabei die Größe unserer Rattenarten zu erreichen. Das gilt wie für die Körpermaße, so auch für die Schädelmaße.

Von den Körpermaßen variiert die Kopfrumpflänge von 88 erwachsenen Exemplaren aus Jugoslawien von 100—130 mm, Mittel 114,3 mm. Die Kopfrumpflänge von 150 mm für ein Exemplar aus Montenegro, die MILLER (1912) angibt, fällt zu weit aus der Variationsreihe und kann deswegen nicht als normal betrachtet werden.

Die Kopfrumpflänge von 225 Exemplaren aus Georgien, die SCHIDLOVSKI (1953) Felsenmäusen aus Kleinasien gleichstellt, bewegt sich von 93—131, Mittel 111,29 mm. Die Exemplare aus Jugoslawien scheinen demnach etwas größer zu sein, was auch SCHIDLOVSKI bestätigt.

Der Schwanz ist bei Exemplaren aus Jugoslawien gewöhnlich länger als der Kopf mit Rumpf (102—140, Mittel 121,3 mm, n — 80); aber bei 17,5 % (14 von 80) ist das nicht der Fall. In transkaukasischen Populationen ist nur bei 4,5 % der Exemplare der Schwanz nicht länger als der Kopf mit Rumpf. Der Fuß ist lang und schmal wie bei Gelbhalsmäusen, nur noch größer (Mittel 26,0 mm, n — 88), und übertrifft ebenfalls etwas die Fußlänge der Exemplare aus Georgien (Mittel 25,33 mm, n — 229). Im Gewicht übertreffen die Exemplare aus Jugoslawien (Mittel 41,7 g, n — 47) ebenfalls die aus Georgien (Mittel 34,46 g, n —230).

Bemerkenswert ist, daß sich die Populationen aus Jugoslawien von denen aus Georgien in den Durchschnittsmaßen des Schädels stärker unterscheiden als in den Durchschnittsmaßen des Körpers. Während die Kopfrumpflänge der Exemplare aus Jugoslawien durchschnittlich nur 2,62 %, der Gesamtlänge (Kopfrumpf mit Schwanz) nur 1,56 % und der Hinterfußlänge nur 2,57 % größer sind, betragen diese Unterschiede bei der Condylobasallänge 6,03 %, der Jochbogenbreite 10,13 %, des Diastemas 8,39 %, der größten Schädelhöhe 7,18 % zugunsten der Exemplare aus Jugoslawien.

Tabelle 1

Abmessungen erwachsener Felsenmäuse aus Jugoslawien

Maß (in mm)	Zahl der Varianten n	Min. — Max. V_{1-n}	Mittel (M)
Kopfrumpflänge (KR)	88	100 —130	114,3
Schwanzlänge (Schw)	80	102 —140	121,3
Hinterfußlänge (Hf)	88	24,0— 27,7	26,0
Ohrlänge (Ohr)	74	17,3— 21,4	20,0
Gewicht in g (Gew)	47	28 — 56	41,7
Condylobasallänge (CB)	76	25,5— 30,0	28,2
Größte Schädellänge (GSL)	65	28,4— 32,4	31,0
Jochbogenbreite (Zg)	83	14,2— 16,8	15,3
Breite zwischen d. Orbiten (Or)	88	4,3— 5,0	4,7
Schädelbreite (SchB)	78	13,4— 14,9	14,2
Schädelhöhe in der Mitte (SchH)	63	8,8— 10,5	9,5
Schädelhöhe mit Bullae (GSchH)	63	10,4— 11,9	11,0
Nasenbeinlänge (Na)	84	10,0— 13,4	12,1
Diastema (Dia)	90	7,1— 9,0	8,1
Obere Molarenreihe (OMR)	90	4,7— 5,4	5,1
Untere Molarenreihe (UMR)	83	4,6— 5,4	5,0
Unterkieferlänge (Md)	83	15,3— 18,5	16,4

Schidlovski (1953) fand, daß die größte Schädellänge bei Exemplaren aus transkaukasischen Populationen 26,2 % der Kopfrumpflänge beträgt und daß dieser Schädelindex für die Felsenmäuse vom Balkan (nach dem Material in der Sammlung des Zool. Inst. d. Akad. d. Wiss. der UdSSR) 28,5 % ausmacht. Er schloß, daß diese „enorme Großköpfigkeit" der Felsenmaus vom Balkan unnatürlich und auf technische Ursachen zurückzuführen sei. Er äußerte die Meinung, daß Martinos Material vom Balkan erst nach einer Konservierung, also Schrumpfung, in Konservierungsflüssigkeit nach Körpermaßen vermessen wurde. Nach den in der oberen Tabelle gegebenen Maßen für Exemplare aus Jugoslawien beträgt dieser Schädelindex 27,99 %. Da aber dabei ein großer Prozentsatz des Materials ebenfalls von Martino und seinem Schüler Petrov stammt, ist bei diesen Berechnungen der gleiche „technische" Einfluß möglich. Darum berechnete ich den Schädelindex für das eigenhändig gesammelte Material auch getrennt, denn dieses wurde ausschließlich frisch vermessen. Für frischvermessenes Material aus Jugoslawien beträgt der Schädelindex nur 26,6 %. Dieser nähert sich beträchtlich dem Schädelindex von Exemplaren aus Georgien, zeigt aber doch noch, daß die Exemplare vom Balkan etwas „großköpfiger" sind.

Diese Verschiedenheit der biometrischen Differenzen zwischen Körper- und Schädelmaßen könnte darauf hinweisen, daß die Populationen aus Jugoslawien nicht nur großköpfiger sind, sondern größere und stärker entwickelte Skeletteile besitzen, dagegen die transkaukasischen Tiere etwas schlanker und zierlicher gebaut sind. Einwandfreie Schlüsse diesbezüglich könnte man nur nach einem Vergleiche lebender Exemplare geben. Die Tatsache, daß jugoslawische Exemplare durchschnittlich um 17,36 % größere Körpergewichte aufweisen, bestätigt die Meinung, daß die jugoslawischen Felsenmäuse massiver gebaut sind und stärker ausgebildete Skelette haben.

Über den Geschlechtsdimorphismus

An äußeren Merkmalen sind die Geschlechter der Felsenmaus nicht zu unterscheiden. Farbunterschiede wurden nicht bemerkt. Nach Geschlechtsorganen und Zitzen sind die Geschlechter in gleicher Weise zu unterscheiden wie bei anderen *Apodemus*-Arten.

Einige Geschlechtsunterschiede sind an den Körper- und Schädelabmessungen der Exemplare aus Jugoslawien feststellbar. Durchschnittsmaße der Männchen sind durchweg etwas größer als die der Weibchen. Z. B. für Altersklassen 3—5 stehen diese Durchschnittswerte sich wie folgt gegenüber (Männchen — Weibchen):

	Männchen		Weibchen	
Kopfrumpflänge	117,8	—	114,3	mm
Schwanzlänge	122,1	—	120,4	mm
Hinterfußlänge	26,1	—	25,8	mm
Condylobasallänge	28,5	—	27,8	mm
Jochbogenbreite	15,3	—	15,2	mm
Schädelbreite	14,2	—	14,1	mm
Schädelhöhe in der Mitte	9,5	—	9,4	mm
Nasenbeinlänge	12,5	—	11,7	mm
Diastema	8,1	—	8,0	mm
Obere Molarenreihe	5,1	—	5,1	mm
Unterkieferlänge	17,5	—	16,4	mm

Ob und wie weit die Weibchen wirklich kleiner sind, ist aus diesen Angaben auch durch statistische Berechnungen nicht einwandfrei festzustellen. Wie allgemein bekannt, wachsen bei Mäusen, so auch bei Felsenmäusen, die Ausmaße mit dem Alter. In der weiter unten gegebenen Geschlechtsverhältnistabelle nach Altersklassen finden wir in der Altersklasse III um ein Viertel mehr Weibchen als Männchen und in den Alters-

klassen IV und V fünfmal mehr Männchen als Weibchen. In die oben ausgeführten Berechnungen gingen also verhältnismäßig mehr junge bzw. kleinere Weibchen ein als Männchen und umgekehrt. Ein wirklicher Dimorphismus in den Abmessungen der Geschlechter, falls er wirklich besteht, dürfte bei der Felsenmaus nicht so bedeutend sein.

Die Weibchen besitzen, wie auch die der Wald- und Gelbhalsmaus, 2 inguinale und 1 pektorales Zitzenpaar. Abweichungen wurden nicht beobachtet.

Taxonomische Verhältnisse

Nach äußeren Körpermerkmalen sind Populationen aus verschiedenen Teilen Jugoslawiens nicht zu unterscheiden. Farbvarianten, die an verschiedenen Exemplaren zu beobachten sind, werden mehr als Ausdruck individueller Veränderlichkeit, oder verschiedener Altersstufen und verschiedener Haarwechselzustände zu deuten sein, aber nicht als Merkmale verschiedener Populationen. Ebenso verhalten sich Populationen aus Jugoslawien gegenüber Populationen aus Bulgarien (nach der Beschreibung von Tz. Pechev, 1962 zu schließen) und Griechenland (nach G. S. Miller, 1912).

Über die dunkle Haarfärbung und das Fehlen „rehbrauner" Farben an den Flanken, die Nehring (1902) als Merkmal seiner „Art" *Mus epimelas* hervorhebt, wurde weiter oben gesprochen. Ebenso wurde über die Farbverschiedenheiten der Populationen vom Balkan und aus Georgien oben gesprochen.

In struktureller Hinsicht unterscheiden sich Schädel und Zahnbau bei den Populationen vom Balkan kaum gegenüber denselben bei den kleinasiatischen Populationen. Diesbezügliche Untersuchungen von Schidlovski (1953) und Pechev (1962) haben solche nicht bestätigt. Vergeblich würde man solche Unterschiede zwischen verschiedenen Populationen aus Jugoslawien, Bulgarien und Griechenland suchen.

Bei oben erörterten Vergleichen von biometrischen Angaben von Populationen aus Jugoslawien und Georgien wurde schon festgestellt, daß die Mitglieder der ersteren etwas größere Ausmaße, besonders in den Schädeldimensionen haben. Um einigermaßen einen Einblick in die biometrischen Angaben auch anderer Populationen zu gewinnen, werden hier die Mittelwerte von verschiedenen Populationen tabellarisch nebeneinandergestellt.

Tabelle 2

Mittelwerte einiger Abmessungen der Felsenmaus aus verschiedenen Teilen der Balkanhalbinsel

Maß	Jugoslaw.		Bulgar. I		Bulgar. II		Griechenl.		Balkan		Peloponnes	
	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M	n	M
KR	88	114,3	35	113,1	25	120,13	—	—	23	115	12	110
Schw	80	121,3	35	121,1	25	123,05	—	—	23	127	12	133
Hf	88	26,0	35	25,8	25	26,53	—	—	23	26,7	12	27
Ohr	74	20,0	35	20,6	25	20,66	—	—	—	—	—	—
Gew	47	41,7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
CB	76	28,2	35	27,7	25	28,95	10	29,0	23	28,7	12	28,4
Zg	83	15,3	35	15,3	25	15,41	10	15,6	—	—	12	15,7
SchB	78	14,2	—	—	—	—	11	14,2	—	—	—	—
SchH	63	9,5	—	—	—	—	10	9,3	—	—	—	—
GSchH	63	11,0	35	10,6	—	—	—	—	—	—	—	—
Na	84	12,1	35	11,5	—	—	12	12,3	—	—	—	—
Dia	90	8,1	35	7,9	—	—	12	8,4	—	—	—	—
OMR	90	5,1	—	—	—	—	12	5,2	—	—	12	5,2
Md	83	16,4	—	—	—	—	12	17,9	—	—	12	17,7

Tabelle 3

Mittelwerte einiger Abmessungen der Felsenmaus aus Kleinasien, Georgien, der Insel Rhodos und Kreta

Maß	Kleinasien		Georgien		Rhodos		Kreta	
	n	M	n	M	n	M	n	M
KR	—	—	225	111,29	9	113	24	109
Schw	—	—	191	120,63	9	128	24	120
Hf	—	—	229	25,33	9	25,8	24	24,7
Ohr	—	—	198	18,69	—	—	—	—
Gew	—	—	230	34,46	—	—	—	—
CB	9	27,8	200	26,50	—	—	24	27,6
Zg	8	15,2	207	14,75	—	—	—	—
SchB	9	13,7	201	11,79[1]	—	—	—	—
SchH	9	8,9	182	7,55[1]	—	—	—	—
GSchH	—	—	206	10,21	—	—	—	—
Na	8	11,7	188	11,01	—	—	—	—
Dia	9	8,0	227	7,42	—	—	—	—
OMR	9	4,7	231	4,58	—	—	—	—
Md	9	17,0	—	—	—	—	—	—

[1] Die Abmessung der Schädelbreite der Felsenmäuse aus Georgien ist als „Occipitale Schädelbreite" und die der Schädelhöhe als „Occipitale Höhe" bei SCHIDLOVSKI (1953) bezeichnet.

Die Serien und Angaben stammen von:
1. Jugoslawien (original); 2. Bulgarien I (PECHEV, 1962); 3. Bulgarien II (G. MARKOV, 1962); 4. Griechenland — mit Albanien (G. MILLER, 1912); 5. Balkan (ZIMMERMANN, 1953, nach KAHMANN, 1964); 6. Peloponnes (KAHMANN, 1964); 7. Kleinasien (G. MILLER, 1912); 8. Georgien (SCHIDLOVSKI, 1953); 9. Rhodos (ZIMMERMANN, 1953, nach KAHMANN, 1964) und 10. Kreta (ZIMMERMANN, 1953, nach KAHMANN, 1964).
Längenmaße in mm, Gewicht in g. Für Abkürzungen s. Tab. 1.

Beim Vergleich der Mittelwerte für verschiedene Populationen ist vor allem festzustellen, daß unter den Populationen aus Jugoslawien, Bulgarien, Griechenland und Albanien keine bedeutenden Unterschiede zu beobachten sind. (Die Abweichungen der Körpermaße bei der Population vom Peloponnes sind möglicherweise „technischer" Natur.) — Ebenso verhalten sich auch Populationen aus Georgien, Kleinasien und der Insel Kreta zueinander. Die Population von der Insel Rhodos weicht mit ihrer KR u. Schw von den anderen Populationen in dieser Gruppe ziemlich ab, wurde aber von ELLERMAN & MORRISON-SCOTT (1951) als mit den kleinasiatischen identisch behandelt.

Stellt man jedoch in gleicher Weise Populationen von verschiedenen Teilen des Balkans und Populationen aus verschiedenen Teilen Kleinasiens einander gegenüber, so zeigen sich Differenzen: Die Felsenmäuse der Populationen vom Balkan übertreffen in allen Ausmaßen die der Populationen aus Kleinasien. Dabei sind wieder diese Unterschiede bei den Schädelmaßen größer als bei den Körpermaßen.

Auf diesen Betrachtungen fußend wird festgestellt:
1. Die Felsenmäuse aus verschiedenen Teilen Jugoslawiens sind morphologisch und biometrisch untereinander weitgehend identisch.
2. Die Populationen aus Jugoslawien lassen sich nach dem heutigen Stand der Kenntnisse morphologisch und biometrisch auch nicht von den Populationen aus Albanien, Griechenland und Bulgarien unterscheiden.
3. Die Felsenmäuse aus Jugoslawien sind zur Unterart *Apodemus mystacinus epimelas*

(Nehring, 1902) einzuordnen, die nach einem Exemplar vom Parnassus aus Griechenland beschrieben wurde.

4. Die Populationen von der Balkanhalbinsel unterscheiden sich von den Populationen aus Kleinasien, Georgien und von den Inseln Rhodos und Kreta. Diese weisen ihrerseits untereinander weitgehende morphologische und biometrische Übereinstimmung auf und können als Unterart *A. m. mystacinus* (Danford et Alston, 1877) angesprochen werden.
   In Übereinstimmung mit Ellerman & Morrison-Scott (1951) und Schidlovski (1953) sind *smyrnensis* Thomas, 1903, *rhodius* Festa, 1914, und *euxinus* G. Allen, 1915, als Synonyme von *A. m. mystacinus* Danf. et Alst., 1877, betrachtet.
5. Die Art *Apodemus mystacinus* Danf. et Alst., 1877, bildet demnach zwei Unterarten: Eine, die die Balkan-Halbinsel und eine weitere, die die östlich des Ägäischen Meeres liegenden Teile des Areals besiedelt.

Bei der Erörterung taxonomischer Fragen einer *Apodemus*-Art bietet sich die Gelegenheit, die Frage der Untergattungen innerhalb der Gattung *Apodemus* Kaup, 1829, zu besprechen. In der Liste der paläarktischen Säugetiere von Ellerman & Morrison-Scott (1951) wurde diese Gattung nicht in Untergattungen aufgeteilt. Von den Synonymen, die für den Namen *Apodemus* Kaup, 1829, dort angeführt werden, verdienen besonderes Interesse *Sylvaemus* Ognev, 1924, und *Petromys* Martino, 1934. Der letzte wurde später als Nomen praeoccupatum durch *Karstomys* Martino, 1939 (nicht in der Liste von Ellerman & Morrison-Scott, 1951) ersetzt. Ebenso dürfte der Name *Sylvaemus* Ognev, 1924, durch *Sylvimus* Ognev & Vorbjev, 1923 (ebenfalls nicht in der erwähnten Liste), ersetzt werden (Argiropulo, 1940).

Sylvaemus und *Petromys* wurden von Martino (1934) als gesonderte Untergattungen gegenüber der Untergattung *Apodemus* s. str. betrachtet. Der besondere Stand von *Apodemus agrarius* Pall. gegenüber den anderen Arten dieser Gattung, die in Jugoslawien verbreitet sind, ist schon länger bekannt. Auf die Verschiedenheit von *Apodemus mystacinus* Danf. und Alst. gegenüber den anderen *Apodemus*-Arten machte zuerst Martino (1934) aufmerksam, was aber von späteren Autoren mit Unrecht wenig beachtet wurde.

So können die vier *Apodemus*-Arten aus Jugoslawien in folgende drei Untergattungen eingeteilt werden:

– *Apodemus* s. str. mit Subgenotypus *Mus agrarius* Pallas, 1771;
– *Sylvimus* Ognev et Vorobjev, 1923, mit Subgenotypus *Mus sylvaticus* Linnaeus, 1758, und
– *Karstomys* Martino, 1939, mit Subgenotypus *Sylvaemus mystacinus epimelas* Nehring, 1902.

Diese Untergattungen lassen sich auf folgende Weise voneinander gut unterscheiden:

Merkmal	*Apodemus* s. str.	*Sylvimus* Ogn. et V.	*Karstomys* Mart.
Farbe der Körperoberseite	Rotbraun	Rotbraun	Aschgrau
Kehlfleck	Nicht vorhanden	Gewöhnl. vorh.	Nicht vorhanden
Aalstrich	Vorhanden	Nicht vorhanden	Nicht vorhanden
Ohren	Klein	Groß	Groß
Zitzenzahl	4 Paare	3 Paare	3 Paare
Supraorbitalleisten	Vorhanden	Nicht vorhanden	Nicht vorhanden
Höckerzahl am:			
Außenrand des M^1	3	3	4
Außenrand des M^2	2	3	4
Vorderrand der Anteorbitalplatte	Senkrecht	Senkrecht	Schräg
Vordere Außenwinkel der Scheitelbeine	Nicht spitzig	Nicht spitzig	Spitzig ausgezogen

Die Art *A. flavicollis* Melchior ist zur Untergattung *Sylvimus* Ogn. et Vorobj. zu setzen. *Petromys* Martino, 1934 (nicht *Petromys* Smith, 1835), ist Synonym zu *Karstomys* Martino, 1939, und *Sylvaemus* Ognev, 1924, ist Synonym zu *Sylvimus* Ognev et Vorobjev, 1923.

Der Biotop der Felsenmaus

Martino hat in seinen Arbeiten über die Felsenmaus immer betont, daß diese im Karst bzw. Holokarst lebt, besonders wenn es mit Gestrüpp bestanden ist (daher auch der Untergattungsname *Karstomys*). Dem kann nur teilweise zugestimmt werden. In Jugoslawien kommt sie im Küstengebiet und in Montenegro hauptsächlich nur im Holokarst vor. Im kontinentalen Teil des Areals kommt sie außer in Biotypen mit Kalkstein auch in solchen mit Unterlagen von anderen Gesteinsarten vor. Wiederholt konnte ich bei Felduntersuchungen feststellen, daß diese Art auf Unterlagen anderen Charakters ebenso gut gedeihen und zahlenmäßig starke Populationen bilden kann wie auf kalksteinigen. Das bestätigen auch Pechev (1955, 1962) und Markov (1962) nach Beobachtungen in Bulgarien. Pechev (1955) stellte zum ersten Male diese Art für Bulgarien 1953 im Krater des erloschenen Vulkans Kožuh (vulkanische Unterlage) bei Petrič fest. Später wurde sie entlang des Strumatales auf Unterlagen von verschiedenen Gesteinsarten gefunden. Neben Kalk- und Sandstein wurden auch Granit und andere nichtkalkige Gesteinsarten als Unterlage festgestellt (Pechev, 1962). In seinen Aufsammlungen nach Biotopen fand Markov (1962) die Felsenmaus ebenfalls auf verschiedenen Unterlagen. Im Strumatal bei Petrič und im Mestatal bei Goce Delčev fand er diese Art in folgenden Biotopen: 1. In Ödland mit Steinhaufen, Unkraut und Hecken bei Petrič und Goce Delčev mit 9,4 % an der gesamten Kleinsäugerausbeute beteiligt; 2. auf felsigem Berggelände von vulkanischer Unterlage mit Gestrüpp und Gras bei Petrič mit 50 %, und auf felsigem Berggelände mit kalkiger Unterlage bei Goce Delčev mit 51,3 % der gesamten Kleinsäugerausbeute; 3. in trockenen Laubwäldern und an deren Rändern.

Nach eigenen Erfahrungen in Jugoslawien kommt diese Mausart immer in trockenen, sonnigen und steilen Geländen vor, in denen übereinandergeschichtete Steinblöcke und kleine, steinfreie Erdflächen vorhanden sind. Nicht die Gesteinsart ist entscheidend für das Gedeihen ihrer Populationen, sondern die Spalten zwischen den Felsblöcken und eine Vegetation von schütterstehenden Gras- und (baum- oder heckenartigen) Holzgewächsen.

Der Pflanzenbestand kann von verschiedenen Xerophyten bestehen, die Samen liefern. So fand ich die Maus bei Makarska in sehr verkarstetem Gelände am Rande eines Kiefern- und Zypressenwaldes, bei Prizren (Kopane Vode) unter großen Steinblöcken in einer hohen kahlen Kalksteinwand mit *Juniperus nana* in der Nähe, bei Ohrid zwischen Kalksteinblöcken in einem Mandelbaumbestand (Šipokno) und in sehr verkarstetem Kalksteingelände mit Haselnuß und anderen Hecken (Elen Vrv), bei Bolovan in einer Felswand am Rande eines schütteren Eichen- und Platanenwaldes, bei Mlado Naogirčano zwischen großen Basaltblöcken mit Atich *(Sambucus)* und einigen Hecken dazwischen, bei Psača unter großen Blöcken von Tuffen in einem schütteren Baum- und Buschbestand. Selbstgegrabene Löcher der Felsenmaus habe ich nie beobachtet, und sie werden auch von anderen Autoren nicht erwähnt. Nach Schidlovski (1953) ist es ebenfalls wahrscheinlich, daß diese Art in der Erde keine Löcher gräbt.

Mit *A. mystacinus* wurden in Jugoslawien folgende Säugetiere zusammen erbeutet: *Glis glis* (bei Ulcinj und Elen Vrv bei Ohrid); *Eliomys quercinus* (bei Makarska); *Dryomys nitedula* (Kopane Vode bei Prizren); *Rattus rattus* (Kopane Vode) und *A. sylvativus* (bei Mlado Nagoričano und bei Psača). Bei Psača wurden (am 22. und 27. August) an einem steinigen Hang mit ausgetrocknetem Gras und schütterem Busch- *(Crataegus, Rosa, Rubus)* und Baumbestand *(Quercus, Carpinus)* in 62 Fallen 20 Exemplare

A. mystacinus gefangen. Unmittelbar am Fuße desselben Hanges verlief ein mit grünem Gras bestandener Rand eines künstlich bewässerten Gemüsegartens, an dem mit 18 Fallen 3 Exemplare *A. mystacinus* und 4 *A. sylvaticus* erbeutet wurden. In Bulgarien (Markov, 1962, Pechev, 1962) wurden in Biotopen mit *A. mystacinus* ebenfalls mehrere Kleinsäugerarten gefunden.

Der Behauptung Pechevs (1923), daß die Felsenmaus aus ihrem Lebensraum die Waldmaus vollständig ausschließt, ist nur teilweise beizustimmen. An manchen Stellen wurde in Jugoslawien die Felsenmaus wirklich allein vorgefunden, an anderen wurde sie — wie oben ersichtlich — auch mit anderen Arten zusammen erbeutet, unter denen auch die Waldmaus vorkam. Es sei dabei bemerkt, daß die optimalen Lebensräume der Felsenmaus nicht so günstig für die Waldmaus sind. In feuchteren Biotopen, die für die Waldmaus günstiger sind, hat sich diese auch neben der stärkeren Felsenmaus behauptet.

Eine besondere Neigung zum Besiedeln von Kulturlandschaft wurde bei der Felsenmaus nicht beobachtet. Zwar sind mediterrane Obstbestände (Mandeln) und Gartenland, das an trockenes, steiniges Gelände grenzt, geeignet, aber nicht allgemein bevorzugte Plätze. An Gärten und anderes Kulturland hält sie sich nur, soweit es während ihrer nächtlichen Streifzüge erreicht werden kann. Ihr Eindringen in besiedelte Wohnungen, wie es bei der Waldmaus üblich ist, wurde bisher nicht beobachtet. Die Felsenmaus ist kein berüchtigter Kulturschädling und ist auch nicht als solcher zu erwarten. Ihre Gefährlichkeit als Gesundheitsschädling ist nicht erforscht.

Bemerkenswert ist die Vorliebe der Felsenmaus für Höhlen. Im Quellengebiet des Beli Drim und am Eingang in die Rugovo-Schlucht bei Peć, Kosmet, wurden in den Eingängen kleiner trockener Höhlen Fußspuren im Staub und Kotreste auf Steinbrokken beobachtet, die von dieser Art stammen. In größeren Höhlen waren die Spuren 0,5—1,5 m vom Eingang entfernt besonders häufig, und einzelne führten entlang der Wände in das Höhleninnere. Die zwei Exemplare aus Peć wurden im Eingang einer kleinen, bereits bis zur Decke mit Geröll gefüllten Höhle erbeutet, während in der nicht steinarmen Umgebung keine Felsenmäuse gefunden wurden. Die zwei jungen Exemplare von Djulić (1960) wurden bei Šibenik in einer Höhle 14 m vom Eingang entfernt unter einem Stein mit einem erwachsenen und noch mehreren jungen Artgenossen aufgescheucht. Das einzige Exemplar aus Südost-Serbien (Šajince) wurde am Ende eines ca. 50 m langen verlassenen Bergwerkstollens aus einem Nest aufgetrieben und mit der Hand gegriffen. Das Nest stand frei auf einem Haufen klein gebrochenen Steinmaterials. Errichtet war es nach Art eines oben offenen Vogelnestes von grobem trokkenen Gras und von Strohhalmen (Abb. 5). Die kesselförmige Mulde, mit einem Durchmesser von 7,5 cm, war mit trockenem Eichenlaub ausgefüttert. Das Nest war trocken, aber alle Steine und die Stollenwände waren naß. Es tropfte überall von der Decke. Streckenweise war der Boden des Stollens mit stehendem Wasser bedeckt. Auf anderen Plätzen wurde nirgends eine Vorliebe dieser Art zu nassen Stellen beobachtet. Der Stolleneingang stand ca. 50 m über einem Bach in der Talseite. Diese war felsig, kahl und trocken, mit sehr spärlichem verdorrten Gras und mit einigen Hecken *(Quercus, Rosa, Crataegus)* bestanden.

Bei der Felsenmaus sind morphologische Adaptationen zu bemerken, die an eine petricole Lebensweise erinnern. Die bedeutende Schwanzlänge kann neben der aschgrauen Haarfarbe als Anpassung an den spezialisierten Felsenbiotop gelten. Beim Bewegen in Steinspalten kann ein verlängerter Schwanz als Stütz- und besonders als Tastorgan von Vorteil sein. Ebenso sind die langen Vibrissen (woran auch der Name „*mystacinus*" erinnert) vorzügliche Tastorgane. Die aschgraue Haarfarbe der Leiboberseite ist als Schutzfarbe vor Feindsicht auf der grauen Steinunterlage aufzufassen. Alle diese Eigenschaften sind auch bei anderen petricolen Kleinsäugern, wie z. B. bei *Dolomys bogdanovi* und *Microtus nivalis*, zu beobachten.



Abb. 5. Felsenmaus mit Nest aus einem verlassenen Bergwerkstollen im Dorfe Šajince bei Trgovište, S.-O. Serbien

Nach der zoologischen Klassifikation der Lebensformen von MATVEJEV & DIMOVSKI (1963) ist *A. mystacinus* D. et A. zu den Petricola zu rechnen. Nach der Methode von MATVEJEV & DIMOVSKI kann die Charakteristik der Lebensform dieser Art wie folgt ökologisch analysiert werden:

1. Wohnung und Deckung – xeropetricol, cavipetricol;
2. Nest und Aufzucht der Jungen – xerocavipetricol;
3. Ernährung – xeroherbodrymicol, xeroherbosylvicol.

Demnach ist diese Art vorwiegend xeropetricol und xerocavipetricol. Die drymi- und sylvicole Komponente ist als Hinweis auf den Ursprung und die ökologische Verwandtschaft dieser Art zu anderen Waldmausarten zu deuten.

Vertikale Verbreitung

Es wäre zu erwarten, daß ein solches Felsentier auch ein Gebirgstier ist. Die Felsenmaus ist aber in sehr verschiedenen Höhenlagen anzutreffen. In Ulcinj wurde sie einige Dekameter, in Makarska einige hundert Meter von der Meeresküste entfernt gefangen. Die Fundorte Domanovići und Bačuna in der Hercegovina, Dodoši und Rijeka Crnojevića in Montenegro, Bogdanci bei Gevgelija liegen alle unter 100 m Seehöhe. Andererseits wurde sie auf beträchtlichen Höhen erbeutet, wie z. B. bei Elen Vrv (Ohrid) auf 1150 m und bei Kopane Vode (Prizren) auf 1620 m.

Damit stimmen auch die Literaturangaben überein. Bei MARTINO (1933) finden wir als Fundorte Cetinje – 700 m und (1934) Senečke livade am Radikafluß – bis 850 m. Bei MALEC und STORCH (1963) finden wir Banja Bansko – 265 m, Karstkämme bei T. Veles – bis 800 m. WETTSTEIN (1942) veröffentlichte ein Exemplar von Kataphigi, Cumerka Geb., Griechenland – 1300 m. SCHIDLOVSKI (1953) führt Exemplare aus sehr

verschiedenen Lagen in Georgien an, von 140 (Mahuzeti) bis 1400 (Riketi) m über dem Meer. Danford & Alston beschrieben die Art nach Exemplaren von 3000 bis 4000 Fuß hohen Höhen (nach Pechev, 1955) – ca. 1000 bis 1300 m.

Ein Hochgebirgsbewohner ist die Felsenmaus nicht, aber auch nicht ausschließlich ein Tier der Vorgebirge, als die sie Martino (1939) betrachtete. In geeigneten Lebensräumen ist sie in Jugoslawien von den Niederungen (nicht identisch mit Ebenen!) bis zu 1620 m ü. d. M. angetroffen worden.

Nahrung der Felsenmaus

Die Nahrung der Felsenmaus dürfte in Jugoslawien, wenigstens soweit es die warmen Jahreszeiten betrifft, in denen sie gefangen wurde, hauptsächlich aus Sämereien bestehen. Der Mageninhalt geöffneter Exemplare bestand vorzugsweise aus einem weißen Brei von zermahlenen Samenkernen. Das dürften, außer verschiedenen Grassamen, vor allem Samen von strauch- und baumartigen Holzgewächsen sein, wie z. B. verschiedene Arten von *Crataegus, Rosa, Juniperus, Prunus, Quercus, Carpinus, Coryllus, Pinus, Cupressus* u. a. Das Exemplar von Makarska hatte den Magen mit „Früchten" von *Juniperus oxycedrus* gefüllt.

Auch die transkaukasischen Exemplare sind nach Schidlovski (1953) Samenfresser. In Bulgarien fand Pechev (1962) in einem Fall von dieser Art angehäufte Kirschkerne in einer Galerie unter einem Stein. Der gleiche Verfasser stellt nach Untersuchungen der Mageninhalte die Nahrung der Felsenmaus in folgender Reihenfolge fest: grüne Pflanzenteile, Sämereien und Chitinreste von Insekten, die er immer beigemengt fand. Pechev und Boev (1962) geben als Nahrung nur Sämereien von Gras- und Holzgewächsen an.

Geschlechtsverhältnis und Vermehrung

Für die transkaukasischen Populationen stellte Schidlovski (1953) fest, daß die Männchen zahlreicher sind als die Weibchen. Das Geschlechtsverhältnis betrug 150:99 – 1,74:1 (69,2 % : 39,8 %) zugunsten der Männchen. Derselbe Verfasser fand nach dem ihm zur Verfügung stehenden Material (n – 34), daß bei den Balkanpopulationen die Männchen ebenfalls zahlreicher sind (Geschlechtsverhältnis 1,2:1). Bei G. S. Miller (1912) finden wir in der Schädelmaßtabelle von Exemplaren vom Balkan und aus Kleinasien 14 Männchen und 12 Weibchen (Verh. 1,17:1). Markov (1962) hatte in seiner Serie aus Bulgarien 15 ♂♂ und 10 ♀♀. Beim Material aus Jugoslawien betrug das Geschlechtsverhältnis 1,09:1; von 117 Exemplaren waren 61 ♂♂ (52,1 %) und 56 ♀♀ (47,9 %).

Wie ersichtlich, sind beim Material aus Jugoslawien die Männchen ebenfalls zahl-

Tabelle 4

Tabellarische Übersicht der Felsenmaus aus Jugoslawien nach Geschlecht und Altersklassen

Altersklasse	Männchen		Weibchen		Zusammen		Geschlechtsverhältnis
	n	%	n	%	n	%	
I	4	50,0	4	50,0	8	100,0	1:1
II	7	46,7	8	53,3	15	100,0	0,88:1
III	30	42,9	40	57,1	70	100,0	0,75:1
IV	19	86,4	3	13,6	22	100,0	6,33:1
V	1	50,0	1	50,0	2	100,0	1:1

reicher als die Weibchen; aber hier ist dieses Überwiegen der Männchen nicht so auffallend wie bei Aufsammlungen aus anderen Gebieten. In der Aufsammlung aus Jugoslawien gibt es auch jugendliche Exemplare aus den Altersklassen I und II, die in anderen Serien spärlich oder gar nicht vertreten sind. Darum ist eine Aufstellung des vorhandenen Materials aus Jugoslawien nach Geschlecht und Altersklassen von Interesse.

Nach dieser Aufstellung des vorhandenen Materials ist zu schließen, daß von den Altersklassen I und II mit Schlagfallen die gleiche Anzahl von Männchen und Weibchen erfaßt wurde, daß bei geschlechtsreifen Individuen während des ersten, evtl. zweiten Wurfes – Altersklasse III – bedeutend mehr Weibchen, und daß bei älteren Klassen (IV und V) fünfmal mehr Männchen als Weibchen erfaßt wurden. Die Ursachen eines solchen Standes wurden nicht ergründet.

Die Zahl der Jungen in einem Wurf wurde bisher nur indirekt festgestellt: durch die Zahl der Embryonen oder durch die Zahl der Maculae cyanae.

Von 26 diesbezüglich untersuchten erwachsenen Weibchen aus Jugoslawien waren 5 trächtig, davon 3 auch mit Mac. cyanae und noch 2 weitere mit Mac. cyanae ohne Embryonen. Die Kopfrumpflänge dieser 7 Exemplare stand zwischen 108 und 122 mm, und das Gewicht zwischen 40 und 56 g. Die Zahl der Embryonen betrug durchweg 4 (n – 5), die Zahl der Mac. cyanae 3–5 (n – 6), M – 4,0.

Nach SCHIDLOVSKI (1953) waren von 88 Weibchen der Felsenmaus aus Georgien 13 trächtig (Kopfrumpflänge 103–120 mm, Gewicht 35–57 g). Diese hatten 3 bis 6 (M 4,6) Embryonen. Bei Weibchen von Populationen aus Bulgarien wurden nach PECHEV (1962) 2 bis 9 Embryonen, gewöhnlich 4 und nach MARKOV (1962) 3 bis 7 (M 4,6) Embryonen festgestellt.

Bei den Populationen aus Jugoslawien waren jugendliche Weibchen mit unentwikkeltem Uterus mit der Kopfrumpflänge bis 108 mm und im Gewicht bis 30 g. Bei Weibchen mit gutentwickeltem, aber weißem Uterus betrug die Kopfrumpflänge 100–110 mm und das Gewicht 28–38 g. Drei Weibchen mit rosarot angeschwollenem Uterus ohne Embryonen und ohne Mac. cyanae (erster Östrus?) hatten eine Kopfrumpflänge von 101–110 mm und ein Gewicht von 31–32 g. Man könnte annehmen, daß die Weibchen der Felsenmaus aus Jugoslawien mit einer Kopfrumpflänge von ca. 100–110 mm und einem Körpergewicht von ca. 31–38 g fortpflanzungsfähig werden.

Bei alten und sexuell aktiven Männchen sind die Hoden gewöhnlich 17×11 mm groß (Kopfrumpflänge 112–130 mm, Gewicht 37–54 g). Bei sexuell noch nicht aktiven Jugendlichen betragen die Testismaße 4,5×2,5 mm (Kopfrumpflänge 82–108 mm, Gewicht 16–32 g). Jugendliche Exemplare mit Testismaßen zwischen den genannten haben gewöhnlich eine Kopfrumpflänge von 102–116 mm und ein Gewicht von 28–36,5 g. Man kann annehmen, daß diese Männchen im Begriffe sind, fortpflanzungsfähig zu werden.

Über die Zahl der jährlichen Würfe wurde in der Literatur nichts angeführt. Bei transkaukasischen Populationen fand SCHIDLOVSKI (1953) trächtige Weibchen von Mai bis Oktober. Bei bulgarischen Populationen dauert die Fortpflanzung gewöhnlich von März bis Oktober, mit einer Unterbrechung im Gebiet von Petrič in den Monaten Juli und August (PECHEV, 1962). MARKOV (1962) fand ein trächtiges Weibchen am 3. März, vier am 24. und 25. Mai und eins am 24. Juni.

In Jugoslawien wurde je ein trächtiges Weibchen am 23., 24. und 28. Juli, am 27. August und am 3. Oktober erbeutet. Am 23. und 24. Juli wurde je ein Weibchen mit Mac. cyanae von einem Wurf und je eins mit Embryonen und Mac. cyanae von einem Wurf, am 22. August ein Weibchen mit Mac. cyanae von drei Würfen und am 3. Oktober ein Weibchen mit Embryonen und Mac. cyanae von zwei Würfen bei jedem erbeutet. Am 28. Juli und 27. August wurde je ein Weibchen nur mit Embryonen erbeutet.

Man könnte danach annehmen, daß in Jugoslawien die Felsenmaus in einer Fort-

pflanzungssaison wenigstens drei Würfe zur Welt bringt und daß die Jungen vom ersten Wurf im selben Jahr noch zur Fortpflanzung kommen.

Die größte Zahl der Jungen überlebt den Winter unbefruchtet und lebt im nächsten Jahr bis zum Herbst. Die normale Lebensdauer dürfte im Freien auf zwei Fortpflanzungssaisonen (ca. 16 bis 18 Monate) begrenzt sein.

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit werden Verbreitung, Morphologie, Systematik, Ökologie und Biologie der Felsenmaus *(Apodemus mystacinus* Danford et Alston, 1877) aus Jugoslawien besprochen. Die Ergebnisse fußen auf Feldbeobachtungen und Untersuchungen von 117 Exemplaren dieser Art (davon 21 nach der Literatur) aus verschiedenen Teilen des Verbreitungsgebietes in Jugoslawien.

Es wurde festgestellt, daß die Felsenmaus die südlichen und südwestlichen Teile des Landes besiedelt und daß ihre Ausbreitung nach Norden durch klimatische Verhältnisse begrenzt ist.

Im Verbreitungsareal dieser Art in Jugoslawien sind zwei geographisch und klimatisch verschiedene Teile zu unterscheiden (Makedonien, Südserbien, Kosmet) mit kontinentalem Charakter und gemäßigt-mediterranem Klima und ein westlicher (Montenegro, Herzegovina, Dalmatien) mit vorwiegend küstenländischem Charakter und mediterranem Klima.

Durch Untersuchung morphologischer und biometrischer Eigenschaften der Felsenmaus wurde festgestellt, daß Exemplare aus verschiedenen Teilen Jugoslawiens zur Unterart *Apodemus mystacinus epimelas* (Nehring, 1902) gehören.

Es wurden bedeutende morphologische und ökologische Unterschiede zwischen der Art *A. mystacinus* und den anderen Arten der Gattung *Apodemus* festgestellt. Daraus wurde der Schluß gezogen, daß die Bestimmung der ersten als eigene Untergattung — *Karstomys* Martino, 1939 — berechtigt ist.

Zum Schluß wurden Beobachtungen über Ökologie und Fortpflanzung besprochen. Es wurde festgestellt, daß hinsichtlich des Lebensraumes die Ansprüche der Felsenmaus weitgehend spezialisiert sind. Die Lebensform dieser Art wurde nach der Klassifikation von Matvejev und Dimovski (1963) als xeropetricol und xerocavipetricol (Wohnung, Schutz) bestimmt. Eine sylvicole Komponente (Nahrung) wurde als Hinweis auf ihren ökologischen Ursprung aufgefaßt.

Die Männchen wurden in größerer Anzahl gefangen als die Weibchen (61:56), aber nur in den ältesten Klassen.

Die Weibchen tragen 3—5 (M — 4,0; n — 11) Junge. Jährlich kommen mindestens 3 Würfe vor. Junge aus dem ersten Wurf kommen im gleichen Jahr noch zur Fortpflanzung.

Die Lebensdauer der Felsenmaus wurde auf ca. 16 bis 18 Monate geschätzt.

Summary

This paper deals with the distribution, morphology, classification, ecology and biology of the broad-tootheed field mouse *(Apodemus mystacinus* Danford et Alston, 1877) in Yugoslavia. The data have been based on fieldobservations as well as on the examination of 117 specimens of this species (of wich 21 from literature) which originate from various parts of its range in Yugoslavia.

It has been established that the broad-toothed field mouse inhabits the south and south-west parts of the country and that its distribution to the north is limited by climatic conditions.

The Yugoslav area of this species comprises two parts which differ in geographic and climatic conditions: the eastern part (Macedonia, South Serbia, Kosmet) with a continental character and moderate mediterranean climate and the western part (Montenegro, Herzegovina, Dalmatia) with a more or less coastal character and mediterranean climate.

By the analyses of morphological and biometrical characteristics it has been established that the specimens of the broad-toothed field mouse from different parts of Yugoslavia belong to the subspecies *Apodemus mystacinus epimelas* (Nehring, 1902).

Considerable differences have been observed in the morphological and ecological characteristics between the species *A. mystacinus* and other species of the genus *Apodemus.* In this connection the conclusion has been reached that it is justifiable to classify the former as a separate subgenus — *Karstomys* Martino, 1939.

Observations of the ecology and breeding have also been included in the paper. It has been established that the needs of the broad-toothed field mouse, regarding the habitate, are strictly specified. The life form of this species has been determined after the classification of Matvejev and Dimovski (1963) as xeropetricol and xerocavipetricol (dwelling place, protection). A sylvicol component (nutrition) has been taken as indication of the ecological origin of the species.

It has been found out that the male specimens are caught in greater number as the female (61—56), but only in the older classes.

The female gives birth to 3—5 offsprings in a litter. One female has at least 3 births a year. The offsprings of the first birth get mature for mating in the course of the same year.

It has been estimated that the life time of the broad-toothed field mouse ranges between 16 to 18 months.

Literatur

Argyropulo, A. I. (1940): Fam. Muridae — Mäuse. Fauna der UdSSR, III, 5 — Säugetiere. Moskau — Leningrad (russisch).

Brink, F. H. van den (1957): Die Säugetiere Europas. Übers. und bearb. von Th. Haltenorth. P. Parey, Hamburg — Berlin.

Djulić, B. (1960): Un nouveau lieu de découverte du mulot rupestre *Apodemus mystacinus epimelas* Nehring, 1902 en Yougoslavie. Mammalia, Paris **24**, 4: 542—544.

Djulić, B., & Tortić, M. (1960): Verzeichnis der Säugetiere Jugoslawiens. Säugtk. Mitt., **8**, 1—2: 1—12.

Ellerman, J. R., and Morrison-Scott, T. C. S. (1951): Checklist of Palaearctic and Indian Mammals 1758 to 1946. Brit. Mus. (N. H.), London.

Felten, H. (1952): Untersuchungen zur Ökologie und Morphologie der Waldmaus *(Apodemus sylvaticus* L.) und der Gelbhalsmaus *(Apodemus flavicollis* Melchior) im Rhein-Main-Gebiet. Bonn. zool. Beitr., **3**, 187—206.

Kahmann, H. (1964): Contribution a l'étude des Mammifères du Peloponese. Mammalia, **28**, 109—136.

Kowalski, K. (1958): Altpleistozäne Säugetierfauna von Podumci in Norddalmatien. Paleont. Jugosl., Zagreb **2**: 1—30.

Malec, F., und Storch, G. (1963): Kleinsäuger (Mammalia) aus Makedonien, Jugoslawien. Senck. Biol., Frankfurt a. M., **44**, 155—173.

Markov, G. (1962): Ökologisch-faunistische Untersuchungen der Insectivora und Rodentia in den Gebieten von Petrič und Goce Delčev (Südwestbulgarien). Bul. inst. zool. et mus., Sofia **11**: 5—30 (bulg. mit deutsch. Zusammenf.).

Martino, V. (1930): Bestimmungsschlüssel für Nagetiere. Bull. Min. Landw., Beograd **8**, 113 bis 136 (serbokr.).

Martino, V. (1933): Addition to systematic and ecological explanation of the geographical distribution of *Sylvaemus* in Jugoslavia. In: Zborn. rad. posv. Ž. Djordjeviću, Beograd: 299 bis 313 (serbokr. mit engl. Zusammenf.).

Martino, V. (1934): Die zoogeografische Lage des Berggebietes Bistra. Schrift. d. Russ. wiss. Inst., Beograd **14**: 85—106 (russ. mit engl. Zusammenf.).

Martino, V. (1939): Materials for the ecology and zoogeography of the mammals of S. Serbia. Schrift. d. Russ. wiss. Inst., Beograd **14**: 85—106 (russ. mit engl. Zusammenf.).

Matvejev, S. D. (1960a): Die Fauna Jugoslawiens. In: Enciklopedija Jugoslavije. Lesikogr. inst. FNRJ, Zagreb **4**: 588—593 (serbokr.).

Matvejev, S. D. (1960): Biogeography of Yugoslavia. Pos. izd. Biol. inst. NRS, Beograd **9**: 1—232 (serbokr. mit engl. und russ. Zusammenf.).

Matvejev, S. D., und Dimovski, A. (1963): Vorschlag einer zoologischen Klassifikation der Lebensformen zur ökologischen Analyse der Arten und Biozönosen. Arch. sci. biol., Beograd **14**: 75—90 (serbokr. mit russ. Zusammenf.).

Miller, G. S. (1912): Catalogue of the Mammals of Western Europe. Brit. Mus. (N. H.), London.

Nehring, H. (1902): Über einige griechische Nager. Sitzber. d. Ges. Natf. Fr., Berlin **1**: 1—7.

Ondrias, J. C. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. Säugetierk. Mitt., München **13**, 109—127.

Pechev, Tz. (1955): A new Mammal form for Bulgaria. Ann. Univ. Sofia, Biol. **48**, 229—234 (bulg. mit russ. und engl. Zusammenf.).

Pechev, Tz. (1962): Étude du mulot rupestre *Apodemus mystacinus* en Bulgarie. Mammalia, Paris **26**, 293—310.

Pechev, Tz., und Boev, N. (1962): Die Fauna Bulgariens — Wirbeltiere. Verl. „Nar. prosv.", Sofia, 1—520 (bulg.).

Schidlovski, M. V. (1940): Neue Angaben über die Nagetierfauna Georgiens. Nachr. d. Georg. Fil. Ak. Wiss. UdSSR, Tbilisi **1**, 2 (russ.).

Schidlovski, M. V. (1953): Die kleinasiatische Felsenmaus *Silvimus mystacinus* Danf. et Alst. in der Nagetierfauna Georgiens (Rodentia, Muridae). Arb. d. Zool. Inst. d. Ak. Wiss. GSSR, Tbilisi **12**: 135—168 (russ. mit georg. Zusammenf.).

Vujević, P. (1953): The Climate of Yugoslavia. Archiv za polj. nauke, Beograd **6**, 3—46 (serbokr. mit engl. Zusammenf.).

Wettstein, O. (1942): Die Säugetiere der Ägäis, nebst einer Revision des Rassenkreises von *Erinaceus europaeus*. Ann. Nath. Mus., Wien **52:** 245—278.
Zimmermann, K. (1953): Die Wildsäuger von Kreta. Z. Säugetierkunde, **17,** 1—72.

Anschrift des Verfassers: Djordje Mirić, Naturhistorisches Museum, Postfach 401, Beograd, Jugoslawien

Zur Biologie einer skandinavischen Population der Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)* (Chiroptera)

Von H. Roer und W. Egsbaek

Eingang des Ms. 4. 7. 1966

Einleitung

Das Verbreitungsgebiet der Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)* erstreckt sich über fast ganz Europa und reicht über Zentralasien bis Hinterindien. In Skandinavien ist die Art nach Egsbaek & Jensen, Nyholm und Ryberg als relativ häufig zu bezeichnen. Hier liegt auch der nördlichste bisher bekannt gewordene Fundort, das mittelfinnische Kirchdorf Lapinlahti (63° 22' N, 27° 26' E) (Nyholm).



Abb. 1. Eingang zum Bergwerk „Mønsted Kalkgruber" bei Viborg (Photo: Roer)

Die Lebensgewohnheiten der nördlichsten Populationen der Wasserfledermaus während ihres Aufenthaltes in den Sommerquartieren hat Nyholm eingehend untersucht. Bemerkenswert sind vor allem seine Feststellungen hinsichtlich der Jagdgewohnheiten und Jagdgebiete. Auf Fragen der Überwinterung und Winterquartierwahl von *daubentoni* geht Nyholm demgegenüber kaum ein, da ihm nur wenige Höh-

len größeren Ausmaßes und keine größeren Überwinterungsansammlungen von Fledermäusen bekannt geworden sind. „Auf Grund dieser Beobachtungen nehme ich an, daß die *Myotis*-Arten vorwiegend in Ritzen und Spalten des Gesteins, in Brückenkästen sowie in Kuhställen und Kellern überwintern, also an Stellen, wo nach meinen Untersuchungen die Lufttemperatur sich in den Grenzen von 4° und 10° C hält und die relative Luftfeuchtigkeit über 95 % liegt. Derartige Stellen sind in dem felsigen Gelände Finnlands so häufig, daß lange Wanderflüge überflüssig werden."

Im folgenden Beitrag wird die Biologie einer südskandinavischen *daubentoni*-Population während des Aufenthaltes im Überwinterungsgebiet untersucht, wobei die Frage der Hangplatzwahl während des Winterschlafes besondere Berücksichtigung findet.

Die Winterquartiere

Inmitten des nördlichen Teiles der Halbinsel Jütland tritt in einem von sanften, teilweise bewaldeten Hügeln und flachen Seen durchzogenen Gebiet an verschiedenen Stellen ein von Flint durchsetztes Kalkgestein zutage, der sogenannte Dänische Kalkstein. Bereits im Mittelalter hat man, wie urkundlich belegt ist, in der Nähe des Ortes Daugbjerg (17 km westlich von Viborg) diesen Kalkstein in unterirdischen Minen gebrochen und zur Errichtung von Steinbauten, wie z. B. der Domkirche zu Ribe, verwendet. Sehr wahrscheinlich sind diese Steinbrüche jahrhundertelang in Betrieb gewesen. Als letzter im Untertagebau betriebener Kalksteinbruch wurde derjenige bei Mønsted vor etwa 10 Jahren stillgelegt (Abb. 1). Anfang der 60er Jahre haben dann Champignonzüchter in einigen dieser Stollen Pilzkulturen angelegt. Sie sind aber in-



Abb. 2. Stollengänge von Mønsted im Bereich des Einganges (Photo: Chr. Thomsen)

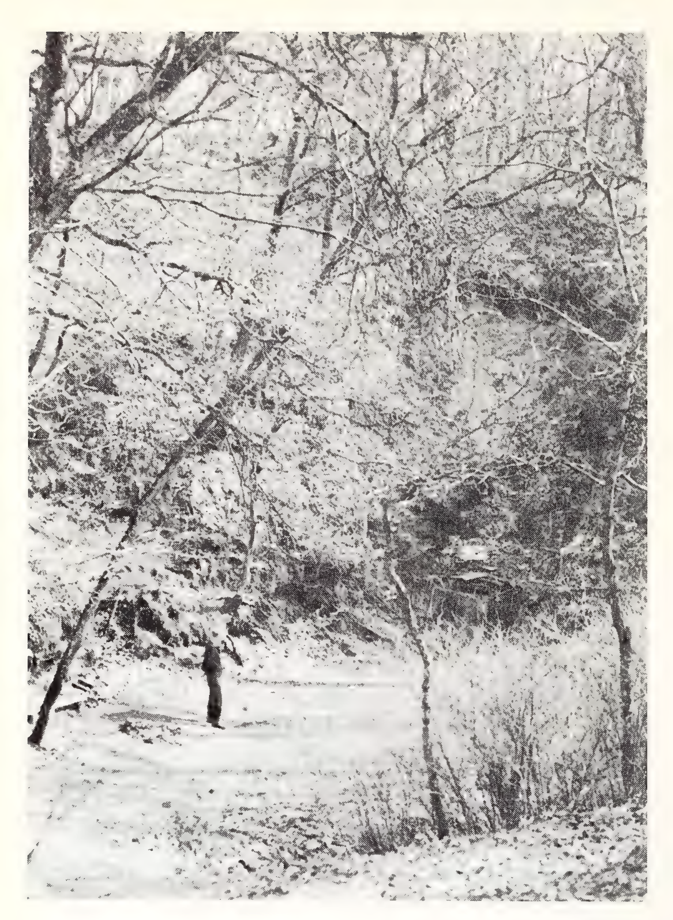


Abb. 3. Eingang zu den Stollen von Daugbjerg bei Viborg (Photo: Roer)

zwischen wieder aufgegeben, so daß das Bergwerk zur Zeit nur noch als Schauhöhle dem Tourismus während der Sommermonate dient (Abb. 2).

Drei Kilometer von Mønsted entfernt befindet sich der Eingang des Stollens von Daugbjerg, in einem Laubwald am Grunde eines kraterartigen Einbruches gelegen (Abb. 3). Die nähere Umgebung des Eingangs weist mehrere bis zu 8 m tiefe Einstürze auf, die nach den herabgestürzten Bäumen zu urteilen zum Teil noch recht jungen Datums sein müssen. Offenbar ist dieses Gelände noch von weiteren unterirdischen Gängen durchzogen. Wir wissen nicht, wie lange diese Stollen in Vergessenheit geraten waren, bevor man sie im Jahre 1922 nach einem Einbruch wiederentdeckte. Der heute zugängliche Teil dieses Stollens von Daugbjerg setzt sich im Gegensatz zu Mønsted aus nur etwa 1,5 bis 2 m hohen und 1,5 bis 3 m breiten Gängen zusammen und erreicht eine Gesamtlänge von etwa 600 m. Die Einzelgänge enden entweder an Einbruchstellen, oder aber sie laufen so niedrig aus, daß man nur noch kriechend weiter ins Innere des Berges gelangen kann. Bisher ist nicht geklärt, ob — wie das früher sehr wahrscheinlich der Fall war — eine Verbindung zu dem Stollensystem von Mønsted besteht.

Der in Daugbjerg-Mønsted überwinternde Wasserfledermausbestand

Angesichts der Tatsache, daß Felshöhlenüberwinterer unter den Fledermäusen Kalkstollen bevorzugt aufsuchen, nimmt es nicht wunder, daß die in Nordjütland ansässigen Wasserfledermäuse von diesen Stollen im Herbst geradezu magnetisch angezogen werden. Daß *Myotis daubentoni* schon in der zweiten Hälfte des vorigen Jahrhunderts dort im Winterhalbjahr ansässig gewesen ist, geht aus Belegexemplaren hervor, die sich im Zoologischen Museum Kopenhagen befinden. 1947 hat dann Ryberg in seinem Buch „Studies on bats and bat parasites, especially with regard to Sweden and other neighbouring countries of the North" auf diese Fledermausmassenquartiere hingewiesen und somit einen größeren Kreis von Zoologen auf dieses bemerkenswerte Vor-

kommen aufmerksam gemacht. 1954 nahm sich dann die zoologische Sektion der „Foreningen for Naturkundskab" in Viborg unter der Leitung von Herrn W. Egsbaek dieses Fledermausvorkommens an und begann, Fledermäuse zu beringen, um Einzelheiten über Herkunft und Populationsdichte der hier überwinternden Arten zu erfahren.

Einen Überblick über die Zahl der von Egsbaek und seinen Helfern in der Zeit von Dezember 1954 bis September 1962 beringten Fledermäuse vermittelt Tabelle 1. Mit

Tabelle 1

Überblick über die von Egsbaek und seinen Helfern in den Jahren 1954 bis 1962 in den Stollen Nordjütlands durchgeführten Fledermausberingungen

	♂/♀	Daugbjerg		Mønsted		Tingbaek		zusammen	total
Wasserfledermaus *(Myotis daubentoni)*	♂	3 300		76		173		3 549	
	♀	1 695		40		148		1 883	
	—	96	5 091		116		321	96	5 528
Teichfledermaus *(Myotis dasycneme)*	♂	308		12		3		323	
	♀	232		5		4		241	
	—	13	553	2	19		7	15	579
Bartfledermaus *(Myotis mystacinus)*	♂	21		3		40		64	
	♀	32		2		17		51	
	—	5	58		5		57	5	120
Fransenfledermaus *(Myotis nattereri)*	♂	15		3		48		66	
	♀	8		5		44		57	
	—	3	26		8		92	3	126
Braunes Langohr *(Plecotus auritus)*	♂	13		1		3		17	
	♀	7		4				11	
	—	9	29	1	6		3	10	38
			5 757		154		480		6 391

5528 beringten Individuen nimmt dabei *Myotis dabentoni* bei weitem die erste Stelle unter den dort überwinternden Fledermäusen ein. Egsbaek & Jensen (1963) kamen auf Grund zahlreicher Beringungen und eingehender Beobachtungen in den Jahren 1960/61 sowohl in den ihnen zugänglichen Teilen der Stollen als auch vor den Stolleneingängen auf eine Populationsdichte von schätzungsweise 5000 bis 6000 Individuen. Nach den 1964/65 erneut durchgeführten, allerdings nurmehr stichprobenartigen Kontrollen müssen wir jedoch annehmen, daß die Besiedlungsdichte zur Zeit erheblich geringer ist. Ob und wieweit die Verwendung ungeeigneter Fledermausklammern (es wurden scharfkantige, die Flughaut sowie den Unterarm schädigende Vogelringe benutzt), wiederholte Störungen in den Ruhequartieren innerhalb einer Winterschlafsaison, Veränderung in den Stollen durch die Anlage von Champignonkulturen und schließlich der Schauhöhlenbetrieb den Rückgang entscheidend beeinflußt haben, läßt sich nicht nachweisen. Möglicherweise ist aber auch die für 1960/61 angegebene Zahl der dort überwinternden Tiere zu hoch veranschlagt worden.

Eintreffen im Winterquartier

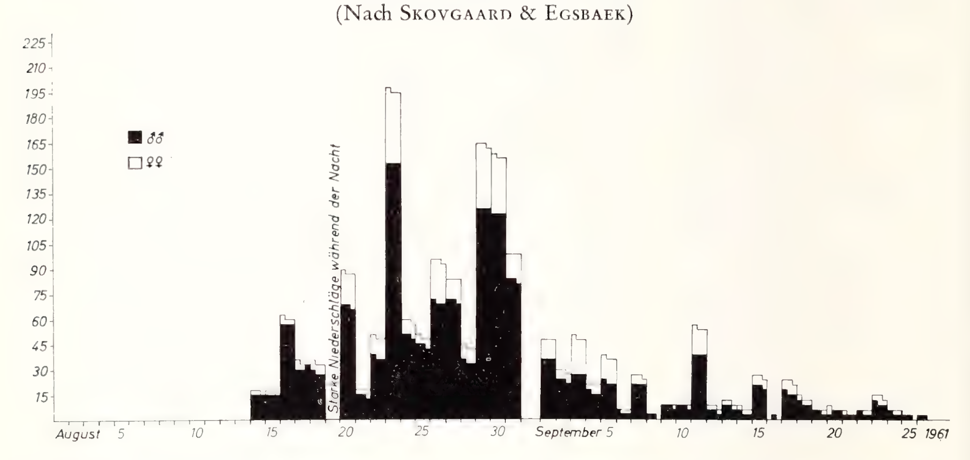
Die Kalkstollen im Gebiet Daugbjerg—Mønsted dienen den Wasserfledermäusen ausschließlich als Überwinterungsquartier. Während der Sommermonate trifft man hier sehr selten einmal Einzelexemplare und dann meistens Männchen an.

In den Jahren 1961 und 1962 hat Egsbaek genaue Untersuchungen über den Zeitpunkt der Rückkehr dieser Population aus den Sommerquartieren vorgenommen. Dabei wurden 1961 von Mitte August bis Anfang Oktober nahezu allabendlich die in den Stollen von Daugbjerg einfliegenden bzw. die in begehbaren Gängen angetroffenen Wasserfledermäuse eingefangen und beringt (Tab. 2). Die ersten heimkehrenden Tiere erschienen Anfang August vor dem Stolleneingang. Zunächst waren es überwiegend adulte Männchen; im letzten Monatsdrittel nahm dann die Zahl der einfliegenden

Tabelle 2

Zeitpunkt des Eintreffens der Wasserfledermäuse *(Myotis daubentoni)* in den Stollen von Daugbjerg im Frühherbst 1961

(Nach Skovgaard & Egsbaek)



adulten Weibchen prozentual zu, und etwa ab Anfang September kamen zunehmend kleine Exemplare zur Beobachtung. Offenbar handelte es sich bei den zuletzt eintreffenden *daubentoni* in der Mehrzahl um Jungtiere. Ende September nahm die Flugaktivität im Bereich des Stolleneingangs so stark ab, daß die Rückkehr ins Winterquartier als beendet angesehen werden konnte. Die Kontrollen wurden daraufhin eingestellt.

Mit etwa 160 bis 195 registrierten Einflügen erreichte die Flugaktivität in der zweiten Augusthälfte (23. 8., 29. 8. und 30. 8.; vgl. Tab. 2) ihren Höhepunkt.

Im August/September 1962 wurden diese planmäßigen Kontrollen in Daugbjerg wiederholt. Die Rückkehr der Wasserfledermäuse erreichte in diesem Jahr ihren Höhepunkt in der ersten Septemberhälfte; sie lag somit — verglichen mit dem Vorjahr — um etwa 10 Tage zurück. Möglicherweise ist dies eine Folge der regenreichen Witterung während der zweiten Augusthälfte gewesen.

Abflug aus dem Überwinterungsquartier

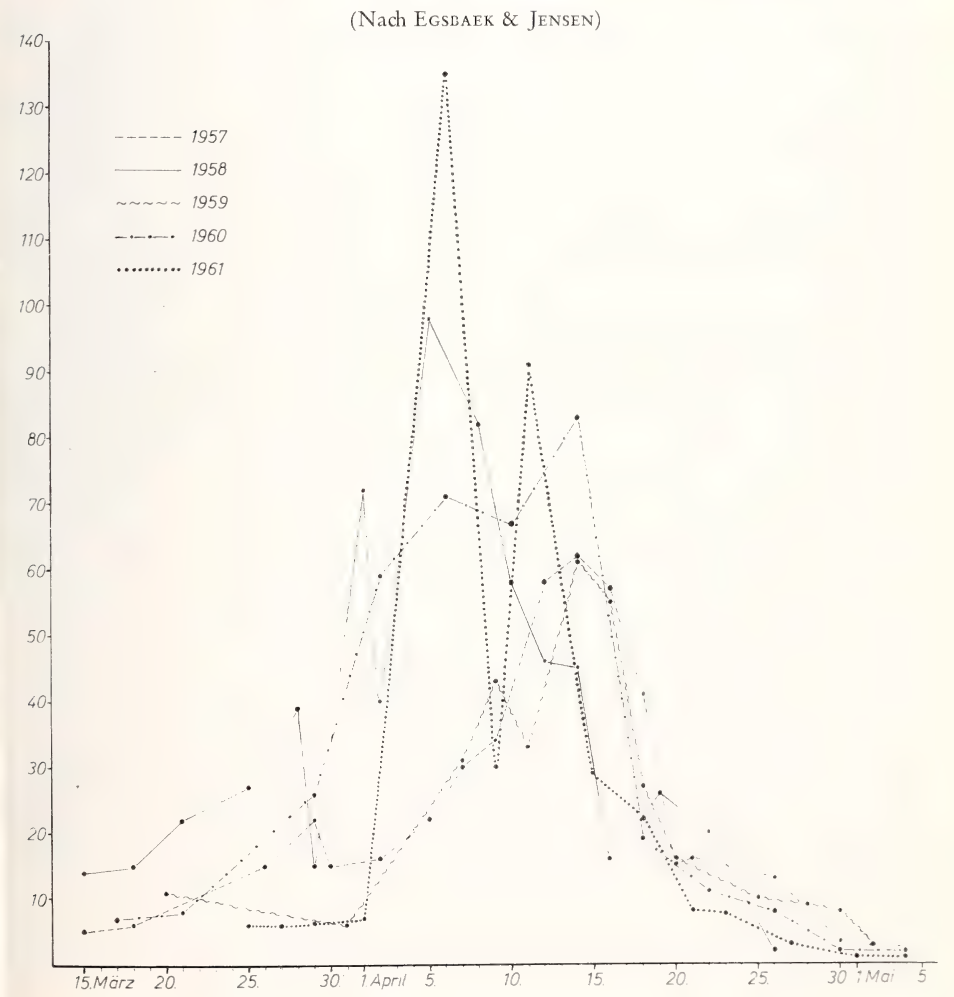
In den Frühjahrsmonaten 1957 bis 1961 hat Egsbaek an zahlreichen Abenden zwischen 19 und 22 Uhr alle im zugänglichen Teil der Stollengänge zu Daugbjerg frei hängend

angetroffenen Wasserfledermäuse kontrolliert und beringt. Diese Untersuchungen geben uns wichtige Hinweise über den Zeitpunkt der Beendigung des Winterschlafs sowie über den Abflug zu den Sommeraufenthaltsorten. Aus ihnen geht hervor, daß diejenigen Wasserfledermäuse, die sich im Laufe des Tages in den Gängen um den Stollenausgang herum angesammelt haben, in der folgenden Nacht zum größten Teil abfliegen. Tabelle 3 vermittelt einen Überblick über alle während der Kontrollen in den Monaten März bis Mai 1957 bis 1961 eingefangenen und beringten Wasserfledermäuse. In Daugbjerg beenden die ersten Tiere Anfang bis Mitte März ihren Winterschlaf, während die Masse jedoch erst in der Zeit von Ende März bis Mitte April aktiv wird. Einzelne *daubentoni* verlassen aber noch Anfang Mai die Überwinterungsplätze. Der Zeitpunkt des Erwachens ist nicht in allen Jahren gleich; 1958 z. B. flogen sie früher aus als im Jahr zuvor. Ein ursächlicher Zusammenhang zwischen dem Aktivitätsbeginn der Fledermäuse und dem Frühlingseinzug ist wahrscheinlich.

Tabelle 3

Überblick über die von März bis Mai 1957 bis 1961 in Daugbjerg beringten Wasserfledermäuse ***(Myotis daubentoni)***

(Nach Egsbaek & Jensen)



Ebenso wie das Gros der Männchen vor den Weibchen ins Winterquartier zurückkehrt, scheinen auch die Männchen vor ihren Geschlechtspartnern die Stollen im Frühjahr wieder zu verlassen.

Die Ruheplatzwahl innerhalb des Winterquartiers

In ihrer Arbeit „Results of bat banding in Denmark" kamen EGSBAEK & JENSEN zu der Feststellung: „Visits to the tunnels in Daugbjerg in January will, as a rule, only give es few bats, not more than ten, whereas a visit later — in March — yields some more specimens. In the first half of April there is, as a rule, a great number, towards May the number is small again ...". Da keine Hinweise gegeben waren, daß die Fledermäuse im Frühjahr von draußen zufliegen, um sich in den Stollen lediglich zu sammeln und kurz darauf in ihre Sommerquartiere abzuwandern, mußte angenommen werden, daß die Masse der Tiere an nicht näher bekannten Stellen innerhalb der Stollen überwintert.

Den Anstoß zu diesbezüglichen Nachforschungen gaben folgende Zufallsbeobachtungen: 1. Bei einer Begehung des Stollens von Daugbjerg am 15. November 1958 vernahmen EGSBAEK und seine Begleiter aus dem Untergrund Fledermausschreie. Zunächst ahnte niemand, daß sich im Kalkschotter Fledermäuse versteckt halten könnten. Als man jedoch drei Tage später den Schotter an dieser Stelle beiseite räumte, kamen 5 lethargische Wasserfledermäuse (4 Männchen und 1 Weibchen) ans Licht. Weitere 4 *daubentoni* (2 Männchen und 2 Weibchen) wurden hier bei einer Kontrolle am 27. Dezember des gleichen Jahres im Schotter gefunden. — 2. Anfang der 60er Jahre gruben Arbeiter bei Planierungsarbeiten für die Anlage von Champignonkulturen in einem Steinhaufen ebenfalls einige winterschlafende Fledermäuse aus. Auf Grund dieser Beobachtungen stellten wir in der Zeit von Mitte bis Ende April 1964 und in der ersten Novemberhälfte 1964 und 1965 eingehende Untersuchungen an.[1]

Bei den Grabungen im Gesteinsschotter, die wir bis zu einer Tiefe von 60 bis 80 cm in schmalen Gängen und in großen unterirdischen Räumen durchführten, nutzten wir die Gewohnheit der lethargischen Wasserfledermäuse aus, bei Störungen scharfe Schreilaute auszustoßen. Auf diese Weise ließen sich Ruheplätze im Inneren des Schotters in den meisten Fällen sicher lokalisieren (Abb. 4—5). Allerdings ist die Dauer, während der die Tiere diese Laute ausstoßen, recht unterschiedlich lang, was zur Folge hatte, daß nur kurz „anschlagende" Fledermäuse oft nicht rechtzeitig geortet und demzufolge nicht freigelegt werden konnten. Da also die Neigung winterschlafender *daubentoni*, auf Erschütterungen oder Bewegungen des sie unmittelbar umgebenden Gesteins durch Lautäußerungen zu reagieren, offenbar von Individuum zu Individuum sehr starken Schwankungen unterliegt, kann die von uns angewandte Suchmethode keinen Anspruch auf Erfassung sämtlicher in den untersuchten Teilen der Stollen wirklich vorhanden gewesenen Wasserfledermäuse geben.

Unsere ersten Kontrollen im November 1964 brachten in den Kalkgruben von Mønsted 25 Wasserfledermäuse ans Licht, darunter waren 7 Weibchen. Weitere 8 fanden wir in den 1 bis 3 m breiten und 1,5 bis 2 m hohen Gängen von Daugbjerg. Letztere hielten sich vielfach in den seitlich dieser Gänge aufgeworfenen Schotterhaufen versteckt. Im Jahr darauf wurden dieselben Fundplätze noch einmal kontrolliert. Auch jetzt konnten wieder 15 *daubentoni* im Schotter nachgewiesen werden (12 Männchen, 2 Weibchen und 1 *daub.* sex?). Demgegenüber erbrachte die erste Kontrolle in der

[1] Den Damen und Herren, die uns bei diesen oft unter schwierigen Bedingungen angestellten Erdarbeiten behilflich waren, sei auch an dieser Stelle herzlich gedankt. Unser besonderer Dank gilt Frau A. EGSBAEK, Frau U. ROER, Herrn KIRK und Herrn HERMANNSEN (†).

zweiten Aprilhälfte 1964 in Mønsted nur eine einzige im Schotter ruhende Wasserfledermaus. Wir nehmen an, daß die Masse der in dem uns zugänglichen Teil überwinternden Fledermäuse die Winterquartiere bereits verlassen hatte. Dafür spricht die

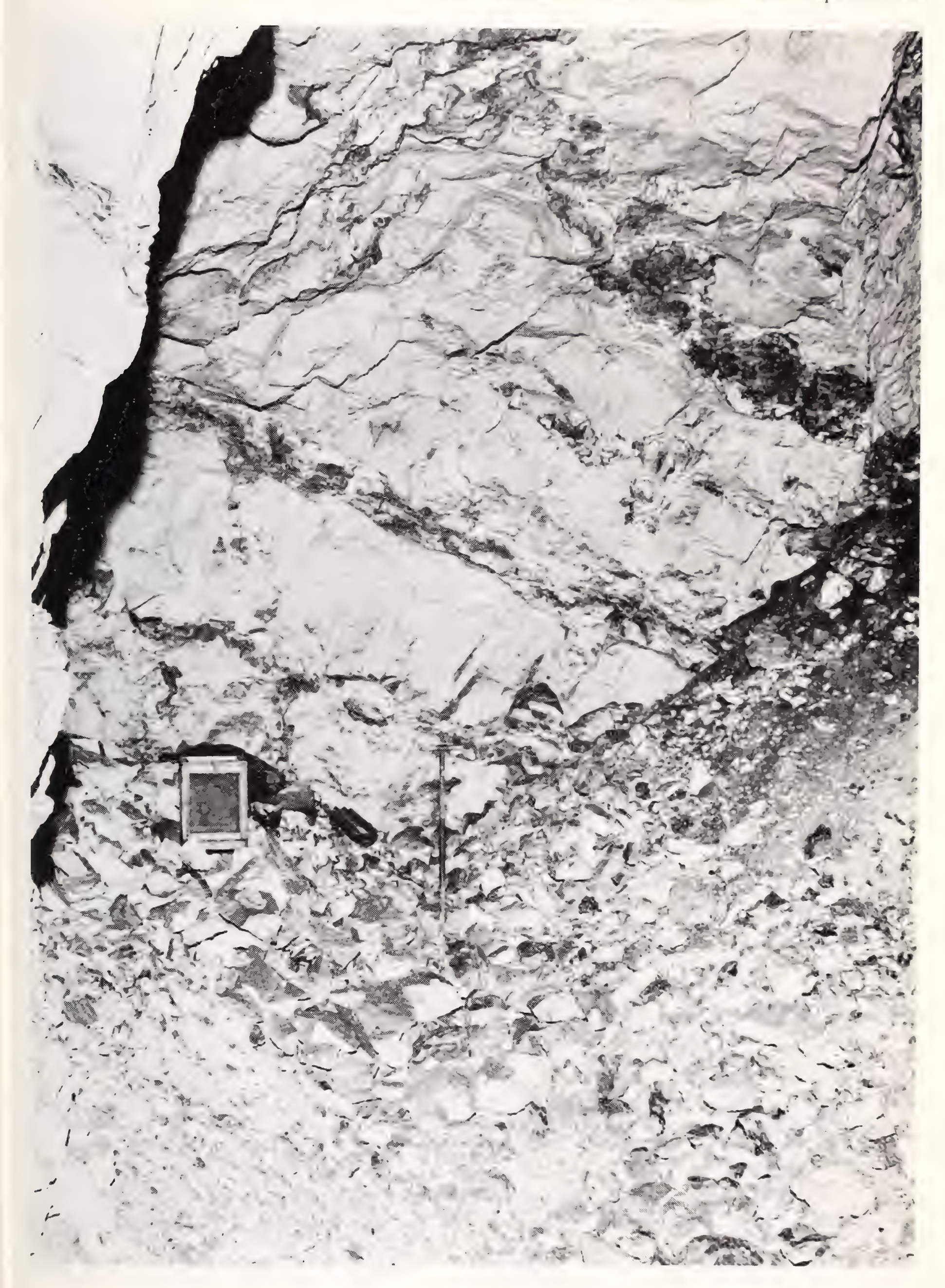


Abb. 4. In diesem 8 m hohen Stollengang wurden mehrere Wasserfledermäuse *(Myotis daubentoni)* und eine Fransenfledermaus *(Myotis nattereri)* im Bodenschotter ausgegraben (Photo: ROER)

Feststellung eines Gewährsmannes, der wenige Tage vor Beginn unserer Grabungen „Hunderte Fledermäuse“ die Grube hatte verlassen sehen.

Immerhin konnten wir unter den auch jetzt noch tagsüber im Bereich des Stollenmundloches an Seitenwänden und Decken sich ansammelnden Wasserfledermäusen



Abb. 5. 20 cm tief im Bodenschotter überwinternde Wasserfledermaus nach ihrer Freilegung (Photo: Roer)

Exemplare finden, die besonders an Unterarmen sowie im Rückenhaarkleid Verschmutzungen durch feuchten Lehm und sonstige Bodenpartikel aufwiesen. Offenbar waren diese Tiere erst kurze Zeit vorher aus dem Bodenschotter herausgekrochen (Abb. 6).

Einen Überblick über die Tiefe, bis zu der *Myotis daubentoni* nach unseren Grabungen zur Überwinterung ins Gestein kriecht, vermittelt Tabelle 4. Da in mehreren Gruppen gearbeitet wurde, war es nicht möglich, bei allen Funden genaue Aufzeichnungen vorzunehmen. 89 % der Geröllüberwinterer, über die genaue Aufzeichnungen vorliegen, fanden wir bis zu 30 cm tief, aber kein einziges Tier mehr als 60 cm tief im Schotter. Bevorzugte Winterschlafplätze scheinen Gesteinsspalten in unmittelbarer Nähe von Seitenwänden der Stollen zu sein. Offenbar hängt dies mit dem dort besonders locker liegenden Schotter zusammen. Einerseits ist hier der Untergrund von Besuchern der Stollen nicht festgetreten, andererseits werden die kleinen verwitterten Kalksteinpartikel von dem an den Wänden herunterlaufenden Schwitz- und Grubenwasser in tiefere Schichten abgespült.

Eingehende Untersuchungen widmeten wir auch den mit dem Aufsuchen dieser Verstecke zusammenhängenden Fragen. Neben Käfigversuchen wurden vor allem Beobachtungen zur Zeit des Aufsuchens der Quartiere in den Herbstmonaten angestellt. Bei der beachtlichen Zahl der dort überwinternden Wasserfledermäuse mußte es möglich sein, unmittelbar auf der Suche nach geeigneten Verstecken befindliche Tiere zu beobachten. Dies gelang uns z. B. am 10. 11. 1965 in einem als Schauhöhle hergerichteten Bergwerksstollen bei Aalborg in Nordjütland. Beobachtungsort war eine 8 m hohe, 6 m breite und ebenso tiefe Nische am hinteren Ende einer unterirdischen Halle.



Abb. 6. An den Unterarmen sowie im Rückenhaarkleid Erdpartikel aufweisende beringte Wasserfledermaus (Eingetragen im Stollenausgang von Daugbjerg nach der Überwinterung) (Photo: Roer)

Tabelle 4

Überblick über die Tiefe, bis zu der überwinternde Wasserfledermäuse *(Myotis daubentoni)* im Kalksteinschotter nordjütländischer Bergwerksstollen festgestellt wurden

Tiefe in cm	Winterschlafplätze im Bodenschotter			Winterschlafplätze im zu beiden Seiten schmaler Gänge aufgeworfenen Schotter			zusammen
	Männchen	Weibchen	Geschlecht nicht notiert	Männchen	Weibchen	Geschlecht nicht notiert	
0— 5							
6—10	2	1		4	1		8
11—15	1	1		5	1		8
16—20	4	1		5	1		11
21—25		1		1			2
26—30	3		1				4
31—35							
36—40	1						1
41—45							
46—50					1		1
51—55			1				1
56—60	1						1

Als wir den mit lockerem Schotter bedeckten Boden größtenteils durchsucht hatten, umkreiste uns plötzlich eine Wasserfledermaus in diesem nur schwach erleuchteten Raum. Etwa eine Minute lang flog sie kreisend umher, wie es für nahrungsuchende *daubentoni* typisch ist. Sie wendete jedesmal, wenn sie dicht an eine Wand herangekommen war, dabei etwa 100 cm aufsteigend, flog dann wieder dicht am Boden entlang, um plötzlich in einer Gesteinslücke zu verschwinden (Abb. 7). Wir begaben uns sofort an das Einschlupfloch und horchten in die Öffnung hinein; deutlich vernahmen wir die Peillaute aussendende Fledermaus. Kurz darauf kam sie aber wieder aus dem Spalt heraus, kroch, ohne uns zu beachten, in einen benachbarten Gesteinsspalt, aus dem sie aber auch bald wieder herauskam und kletterte dann auf einen Stein. Kurz darauf flog sie nochmals einige erst größere, dann zunehmend kleiner werdende Runden und verschwand wieder in einem Spalt, etwa 2 m vom ersten Einflugloch entfernt. Aber auch diese Stelle schien ihr offenbar nicht zuzusagen, denn sie kroch schon bald wieder heraus und verschwand schließlich endgültig in einer benachbarten Gesteinslücke. Geraume Zeit später haben wir dann zunächst an dieser Stelle nach ihrem Verbleib gesucht und danach auch die umliegenden Steine im Umkreis von einem Meter 25 cm tief beiseite geräumt. Es gelang uns jedoch nicht, die Wasserfledermaus wiederzufinden. Wir nehmen daher an, daß sie durch die dort zahlreich vorhandenen Lücken im Schotter tiefer gekrochen ist. Da aktive *daubentoni* keine Schreilaute ausstoßen, war es unmöglich, ihren Aufenthaltsort nach unserer Ausgrabungsmethode ausfindig zu machen.

Die hier beschriebene Methode, Fledermäuse im Schotter ausfindig zu machen, gibt uns nicht die Möglichkeit, festzustellen, in welcher Stellung die Tiere im Gestein überwintern, da das ursprüngliche Schottergefüge beim Graben zerstört wird. Mit dem Ziel, nachzuweisen, ob die Fledermäuse frei hängend oder in Spalten eingezwängt, in senkrechter oder in waagerechter Stellung überwintern und wieweit Geröllüberwinterer auch frei an den Wänden in Stollen Ruheplätze beziehen, füllten wir einen 95 cm hohen und 65 cm breiten Drahtglas-Käfig zur Hälfte mit Schotter, stellten ihn in einem Stollengang an vor Zugluft geschützter Stelle auf und setzten ausgegrabene *daubentoni* hinein. Es zeigte sich, daß die Mehrzahl dieser Tiere auch im Versuchskäfig

in Gesteinslücken hineinkroch und in Winterschlaflethargie zurückfiel. Dabei nehmen sie offenbar jede beliebige Körperlage ein. Einige Versuchstiere krochen bereits wieder ins Gestein, bevor sie nach dem Fang ihre volle Flugaktivität erreicht hatten und setzten ihren Winterschlaf sogleich fort. Diese Verhaltensweise zeigten auch solche Wasserfledermäuse, die wir frei hängend angetroffen und am Boden freigelassen hatten. Daraus kann vielleicht der Schluß gezogen werden, daß *Myotis daubentoni* bei der Suche nach Überwinterungsverstecken nicht wählerisch ist und sowohl außen an Wänden als auch in tiefen Spalten unter der Schottersohle Ruhequartier bezieht. Im Ver-



Abb. 7. Eine Wasserfledermaus hat eine Schotterstelle in engere Wahl gezogen und sucht nun — Echopeillaute aussendend — nach einem geeigneten Einschlupfloch im Geröll (Zeichnung von I. ZIEGLER)

suchskäfig trafen wir zweimal vier dicht nebeneinander ruhende Wasserfledermäuse an, während unter natürlichen Bedingungen ausschließlich Einzeltiere gefunden wurden.

Wie bereits erwähnt, sind die im Herbst nach Daugbjerg und Mønsted zurückkehrenden Wasserfledermäuse schon wenige Tage später in den uns zugänglichen Teilen der Stollen größtenteils nicht mehr aufzufinden; erst im folgenden Frühjahr hängen sie wieder in den im Bereich der Ausgänge liegenden Stollengängen frei an den Wänden. Daß es sich hier um die im Herbst vorher eingeflogenen Individuen handelt, konnte EGSBAEK an Hand zahlreicher Wiederfänge beringter Tiere nachweisen (EGSBAEK & JENSEN, 1963). Bei unseren Grabungen in Daugbjerg haben wir folgende am gleichen Ort beringte *daubentoni* im Gesteinsschotter wiedergefunden:

1. *Nr. 900 808,* Männchen, beringt am 27. 8. 1955, ausgegraben am 15 11. 1964, 15 cm tief im Schotter.

2. *Nr. 928 125,* Männchen, beringt am 2. 4. 1958, kontrolliert am gleichen Ort am 22. 8. 1961, ausgegraben am 15. 11. 1964, 10 cm tief im Schotter.
3. *Nr. 928 297,* Männchen, beringt im April 1958, ausgegraben am 15. 11. 1964, 10 cm tief im Schotter.
4. *Nr. 928 314,* Männchen, beringt am 8. 4. 1958, kontrolliert ebenda am 3. 4. 1962, ausgegraben am 3. 11. 1965, 15 cm tief im Schotter.
5. *Nr. 929 597,* Männchen, beringt am 29. 3. 1960, kontrolliert am 2. 4. 1962, ausgegraben am 3. 11. 1965, 50 cm tief im Schotter.
6. *Nr. Z 6307?* (Gelbring), Männchen, beringt am 14. 4. 1964, ausgegraben am 3. 11. 1965, 15 cm tief im Schotter.

Zur Frage der Brunstzeit

Da detaillierte Untersuchungen über die Brunst der Wasserfledermaus noch nicht vorliegen, seien einige diesbezügliche Beobachtungen aus den Winterquartieren Dänemarks mitgeteilt. Sie beziehen sich auf die Zeit unserer Grabungen in Daugbjerg, Mønsted und Tingbaek.

In der ersten Novemberhälfte 1964 und 1965 stellten wir beim Betreten der Stollen ebenso wie bei unseren Grabungen selbst fast regelmäßig einzelne umherfliegende *daubentoni* fest und hörten gelegentlich auch ihre schrillen, in den Gruben weithin wahrnehmbaren Schreie. Ging man den Lautäußerungen nach, so stellte sich heraus, daß sie von einem Tier herrührten, das frei an der Wand mit einem anderen zusammenhing. Bei einem Besuch der Schauhöhle Tingbaek am 11. November 1965 konnten wir z. B. im Schein unserer Lampen während der Zeit von 10 bis 18.30 Uhr an den Wänden ein Dutzend paarweise zusammenhängender Wasserfledermäuse nachweisen. Weitere 15 Tiere hingen dort einzeln an den Wänden. Mehrmals sahen wir, wie ein Tier im Fluge sich einem ruhig dahängenden und demnach wohl inaktiven Artgenossen näherte und sich neben ihm niederließ. Die unmittelbar darauf wahrnehmbaren oben geschilderten Lautäußerungen waren dieselben, wie wir sie bei den im Schotter aufgespürten Wasserfledermäusen vernahmen. Offenbar sind es balzende Männchen, die an den Wänden im Winterschlaf hängende Artgenossen aufspüren. Ob und wieweit sie dabei einen Geschlechtspartner sofort oder erst nach dessen Erwachen als solchen wahrnehmen, bleibt zu untersuchen. Die Tatsache, daß wir wiederholt zwei Männchen in „Paarungsstellung“ angetroffen haben, deutet eher darauf hin, daß letzteres zutrifft.

Die gleiche Beobachtung machten wir im Stollen Mønsted an einem *Plecotus-auritus*-Weibchen. Hier „umwarb“ ein vermutlich männliches Tier (Kontrolle scheiterte!) ein lethargisches Weibchen. Selbst nach mehreren vergeblichen Fangversuchen mit einem Netz kehrte das aktive Tier zu dem ruhenden Weibchen zurück.

Bisher konnte nur im Käfigversuch einwandfrei nachgewiesen werden, daß diesen Balzhandlungen die Kopula folgen kann. Mitte November 1964 hatten wir 8 *daubentoni* beider Geschlechter in dem oben erwähnten Drahtglas-Käfig untergebracht. Darunter waren brünstige Männchen. Zunächst kam es unter den männlichen Tieren zu Beißereien, später konnte durch den Draht ein Pärchen in Kopula festgestellt werden.

Zusammenfassung

Die unterirdischen Kalksteinbrüche im Norden Jütlands ziehen — wie Ringfundergebnisse gezeigt haben — Wasserfledermäuse *(Myotis daubentoni)* aus der ganzen Umgebung im Herbst geradezu magnetisch an. In der Zeit von Mitte August bis Oktober treffen die Tiere auf der Suche nach geeigneten Überwinterungsquartieren in den Stollen von Daugbjerg und Mønsted ein und verlassen diese größtenteils erst wieder im März bis April des folgenden Jahres.

Da in den Wintermonaten nur verhältnismäßig wenige *daubentoni* an Decken und Seiten-

wänden in Lethargie anzutreffen sind, wurden 1964 bis 1965 eingehende Untersuchungen über die Ruheplatzwahl innerhalb dieser Stollen angestellt. Es zeigte sich, daß entgegen unserer bisherigen Kenntnis Fledermäuse nicht nur im „oberirdischen" Teil der Stollengänge Ruheplätze aufsuchen, sondern ebenso auch im Bodenschotter in Winterschlaflethargie verfallen. In den beiden Kontrollwintern wurden insgesamt 49 Wasserfledermäuse im Schotter in maximal 60 cm Tiefe nachgewiesen. Die Tatsache, daß unter den im Frühjahr im Bereich der Stollenausgänge zum Abflug sich versammelnden Wasserfledermäuse oftmals Individuen sind, die im Haarkleid sowie an den Unterarmen Erdpartikel aufweisen, läßt ebenfalls auf Überwinterung im Geröll schließen. Beobachtungen zeigen, daß *daubentoni*, um zu geeigneten Ruheplätzen zu gelangen, an schotterreichen Stellen den Boden überfliegt, dabei Echopeillaute ausstoßend, bis sie sich schließlich niederläßt und in eine Gesteinslücke hineinzwängt.

Während des Aufenthaltes in den Winterquartieren finden Paarungen statt. Es konnte beobachtet werden, daß balzende Männchen inaktive Artgenossen aufspüren, sich an diese anklammern und zum Aufwachen veranlassen.

Summary

The underground limestone quarries in the northern part of Jutland simply attract, as the result of the discovery of the rings has shown, magnetically Daubenton's bats *(Myotis daubentoni)* from the whole neighbourhood in autumm. During the time from the middle of August till October the animals appear searching for suitable wintering quarters in the galleries of Daugbjerg and Mønsted and mostly do not leave these again until March-April the following year.

As in the winter months only comparatively few *daubentoni* are seen on ceilings and side walls in lethargic condition, in 1964—65 detailed investigations of the choice of resting-places in these galleries were carried out. It appeared that bats, contrary to our knowledge till now, not only look for resting-places in the "top soil" part of the galleries, but in the same way also get into lethargy in the gravel on the bottom. During the two control winters 49 Daubenton's bats were pointed out in the gravel on the bottom in the maximum depth 60 cm. The fact that among the Daubenton's bats that in spring gather at the outlets of the pit for flying out there are often individuals which in their fur as well as on their forearm show particles of earth also point towards wintering in the gravel. Observations show that *daubentoni*, in order to get to suitable resting-places, fly over the ground in gravelled areas, uttering echo bearing sounds until at last it flies down and pushes its way into a hole in the gravel.

During the stay in the wintering quarters matings take place. It could be observed that males uttering calls discover inactive fellow-species, cling to these and induce them to wake up.

Literatur

EGGSBAEK, W. and JENSEN, B. (1963): Results of Bat Banding in Denmark. Vidensk. Medd. fra Dansk naturhist. Foren., **125**, 269—296.

EISENTRAUT, M. (1937): Die deutschen Fledermäuse. Leipzig, pp. 184.

EISENTRAUT , M. (1957): Aus dem Leben der Fledermäuse und Flughunde. Jena, pp. 175.

NYHOLM, E. (1965): Zur Ökologie von *Myotis mystacinus* (Leisl.) und *M. daubentoni* (Leisl.) *(Chiroptera)*. Ann. Zool. Fenn., **2**, 77—123.

ROER, U., und H. (1965): Zur Frage der Ruheplatzwahl überwinternder Fledermäuse in Bergwerkstollen. Bonn. zool. Beitr. **16**, 30—32.

RYBERG, O. (1947): Studies on Bats and Bat parasites, especially with regard to Sweden and other neighbouring countries of the North. Stockholm, pp 318.

SKOVGAARD, P., & EGSBAEK, W. (1962): Halvhundrede Aar med Fugle i Viborgegnen og otte med Flagermusene. Udgivet af Foreningen for Naturkundskab, Viborg/Denmark. pp. 64.

Anschriften der Verfasser: Dr. HUBERT ROER, Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, 53 Bonn, Koblenzer Str. 150—164, und WILLY EGSBAEK, Knudby pr. Kvols, Praestegarden, Dänemark

Vormela peregusna (Gueldenstaedt, 1770) in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel

Von Neno Atanassov

Eingang des Ms. 1. 6. 1966

In Bulgarien sind drei Iltis-Arten bekannt: *Mustela putorius* L., *M. eversmanni* Less. und *Vormela peregusna* Gueld. *V. peregusna* gehört zu den wenig erforschten Arten der Säugetierfauna in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel. Als erster machte Kovatschev (1925) Angaben über *V. peregusna* in Bulgarien, und später publizierte Bötticher (1936) die Fundorte dieser Art im Lande und in Jugoslawien, die in der Folge von Wolf (1940) ergänzt wurden. Für die Balkanhalbinsel brachte Miller (1912) Angaben über *V. peregusna* aus der Nord-Dobrudscha, Malkotschi (Rumänien), und Pocock (1936) beschrieb zwei männliche Exemplare von *Vormela peregusna euxina* Poc., desgleichen aus Malkotschi und ein Weibchen aus Mazedonien aus dem Tal der Struma.

Die Bearbeitung reichhaltigeren Materials wird es ermöglichen, die Systematik, Biologie und die Verbreitung dieser Art in Bulgarien und auf der Balkanhalbinsel aufzuklären. Dafür soll die vorliegende Untersuchung ein Beitrag sein.

Geographische Verbreitung. Nach Angaben von Gromov u. a. (1963) stammen die frühesten ausgegrabenen Reste aus dem Mittel-Pleistozen; sie unterscheiden sich von den heutigen nicht. Die Fundorte der publizierten Materialien werden von den Autoren nicht mitgeteilt.

V. peregusna wird gegenwärtig in den Steppen- und Waldsteppengürteln der europäischen Sowjetunion, der Krim, Zis-Kaukasiens und Trans-Kaukasiens angetroffen, in Mittel-Asien, Kasachstan, Iran, Afghanistan, Turkmenien, Tadschikistan, Mongolei und in Nord-China.

Nach Tatarinov (1957) fehlt *V. peregusna* in allen Gebieten der Ukraine, die westlich vom Dneper liegen, desgleichen auch in der Moldau. Glaubhafte Angaben über jetzige Besiedelung durch diese Art beziehen sich nur auf das Territorium der Bezirke Poltava, Woroschilovgrad und Wolgrad, am häufigsten auf die peripheren Ostteile der Ukraine. Das einstige, ziemlich weitläufige Areal dieser Art in den Grenzen der Ukraine erlitt also erhebliche Einschränkungen, und zwar vom Westen nach dem Osten, und in heutiger Zeit nimmt dieses Areal ein Territorium ein, das östlich vom Flußlauf des Worskli gelegen ist.

Auf der Balkan-Halbinsel ist dieser aus Rumänien, der Nord-Dobrudscha (Malkotschi, Tultscha, Matschin, Medschdija, Tscherna-Voda, Mirtscha-Voda, Adschidschea, Tusla, Enisala u. a.) bekannt.

In Jugoslawien ist sie aus Pirot, Nisch, Negotin, Krepulnik (bei Studena am Iber), Kumanovo, Skopje, Gevgeli, Strumitza, Struga, Tetovo, Südwest-Kosovo, Süd-Dalmatien und bis Slovenien bekannt.

Albanien. Alle bis jetzt von mir durchgeführten Nachprüfungen über die Verbreitung in diesem Lande verliefen negativ. Nach brieflichen Auskünften von B. Pusanov (1963) ist die Anwesenheit dieser Art in Albanien nicht bekannt. Zur selben Schlußfolgerung kommt auch Dr. G. Friese, Teilnehmer an der Deutschen entomologischen Expedition im Jahre 1961, der in seiner Korrespondenz diese Tatsache erwähnt.

Griechenland. Nach Mitteilungen von Kattinger ((1964) wird dieses Tier in der

Umgebung von Solun angetroffen, während es in Südwest-Mazedonien, im Rauchwarenhandelszentrum Kostur (Kastorien) unbekannt ist. Im Juli 1942 stellte ich es um den See Tachino fest, am Flußlauf der Struma, in der Umgebung von Drama, am unteren Lauf der Flüsse Mesta und Maritza, südöstlich von Solun am Fuße der nahen Gebirgsabhänge (Abb. 1). Nach Ondrias (1965) ist die genaue Verbreitung dieser Art in Griechenland nicht festgestellt, sie wird jedoch in Thrazien und Mazedonien angetroffen.



Abb. 1. Verbreitung von *V. peregusna euxina* Pocock in Bulgarien und auf der Balkan-Halbinsel

Europäische Türkei. V. peregusna wird an den Abhängen des Strandža-Gebirges und in der Umgebung der Stadt Samokov konstatiert. Nach brieflichen Angaben von Mechmed Tschanakli, Jäger aus Odrin (1943), wird dieses Tier am Flußlauf der Maritza beim Dorfe Emetli und im Gebüsch des Dorfes Ipsala beobachtet. Nach Dr. Caglar, Spezialist für Säugetiere am Zoologischen Institut der Universität in Istanbul, wird diese Art selten in der Europäischen Türkei angetroffen. In den Sammlungen des gleichen Instituts in Istanbul befinden sich zwei Felle aus Ost-Thrazien: das eine Exemplar aus Dolanköj bei Losengrad, in der Nähe des Dorfes gefangen und das andere aus Götschkeliköl bei Tschataldscha stammend; das Tier wurde in der Nähe eines Wasserlaufes erbeutet.

In Bulgarien wird dieser Iltis häufiger in der Ebene angetroffen, in Feldern, auf Vorgebirgsterrain, seltener im Gebirge, in welchem er keine großen Höhen erreicht. Jedoch wird er z. B. im Rila-Gebirge, im Bezirk des Schlosses „Sitnjakovo" in einer Höhe von 1740 m, in einigen benachbarten Ländern (Jugoslawien) sogar bis 2100 m Höhe festgestellt (Abb. 1).

Bis jetzt ist *V. peregusna euxina* nicht südlicher als von Solun (Griechenland) bekannt; im Südwesten kommt die Art bis zur Umgebung der Stadt Struga, im Westen in Süd-Dalmatien und Slovenien vor.

Ein Umstand ist ungeklärt! Die Städte Struga und Tetovo sind auf der eigentlichen albanisch-jugoslawischen Grenze gelegen, auch die Fundorte in Süd-Dalmatien sind in der Nähe dieser Grenze, aber trotzdem konnte dieser Iltis für Albanien noch nicht festgestellt werden. Auch sein Fehlen südlich und südwestlich von Solun in Griechenland ist auffallend.

Morphologische Beschreibung

Körper. Vormela peregusna (Abb. 2, 9) ist kleiner, jedoch mit feinerem und geschmeidigeren Körper als *M. putorius* L. und er unterscheidet sich von letzterem durch eine



Abb. 2. Vormela peregusna euxina Pocock, ♂, montiertes Exemplar, Sofia, 20. 7. 1951

Abb. 2. Vormela peregusna euxina Pocock, ♂, montiertes Exemplar, Sofia, 20. 7. 1951

stumpfere Schnauze, verhältnismäßig große Ohren, einen verhältnismäßig längeren und buschigen Schwanz und durch eine außergewöhnlich bunte Zeichnung. Die allgemeine Körperlänge der männlichen Exemplare erreicht bis 320 mm, der weiblichen bis 220 mm, der Schwanz bei den ersteren 170 mm und bei den an zweiter Stelle erwähnten bis 153 mm. Das schwerste Männchen wog 520 g, das schwerste Weibchen 317 g. Dies ist am besten aus den Angaben in Tabelle 1 zu ersehen:

Tabelle 1

Körpermaße

Längen und Höhen in mm	Kazanlak 12. VI. 1959 ♂	St. Zagora 30. VII. 1960 ♂	Lukovit 28. V. 1955 ♀	Kotel 25. X. 1951 ♀
1. Körperlänge (vom Nasenende bis zur Schwanzbasis)	320,0	310,0	292,0	288,0
2. Schwanzlänge von der Basis bis zum Haarende	192,0	190,0	165,0	164,0
3. Schwanzlänge ohne Endhaare	175,0	165,0	145,0	153,0
4. Ohrlänge	27,0	28,0	21,0	20,0
5. Länge von der Ohrspitze bis zum Nasenende	66,0	60,0	61,0	65,0
6. Länge vom Nasenende bis zur Kopfbasis	64,0	70,0	59,0	63,0
7. Vordere Fußsohlenlänge	32,0	25,0	26,0	25,0
8. Hintere Fußsohlenlänge	42,0	42,0	40,0	35,0
9. Körperhöhe bei den Vorderbeinen	119,0	110,0	—	—
10. Körperhöhe bei den Hintergliedmaßen	121,0	105,0	—	—
11. Körpergewicht in g	330,0	520,0	317,0	295,0

Bau des Schädels. Der Schädel von *V. peregusna* entspricht der Größe nach annähernd dem von *M. putorius,* d. h. er ist verhältnismäßig kurz und breit (Abb. 3). Der Gesichtsschädel ist erheblich kürzer als der Hirnschädel. Das obere Schädelprofil senkt sich vom Hinterkopfteil aus schräg nach vorne, wie aus Abb. 3 ersichtlich. Die Schädelhöhe ist um etwa 1½mal geringer als die Breite bei den Ohrpunkten au-au. Während bei *V. peregusna* die Intermaxillaria den Nasalia auf der ganzen Fläche ihres inneren Hinterrandes anliegen, ist bei *M. putorius* der hintere Teil der Intermaxallaria von den Nasalia durch einen eingekeilten vorderen Auswuchs des Kiefer-

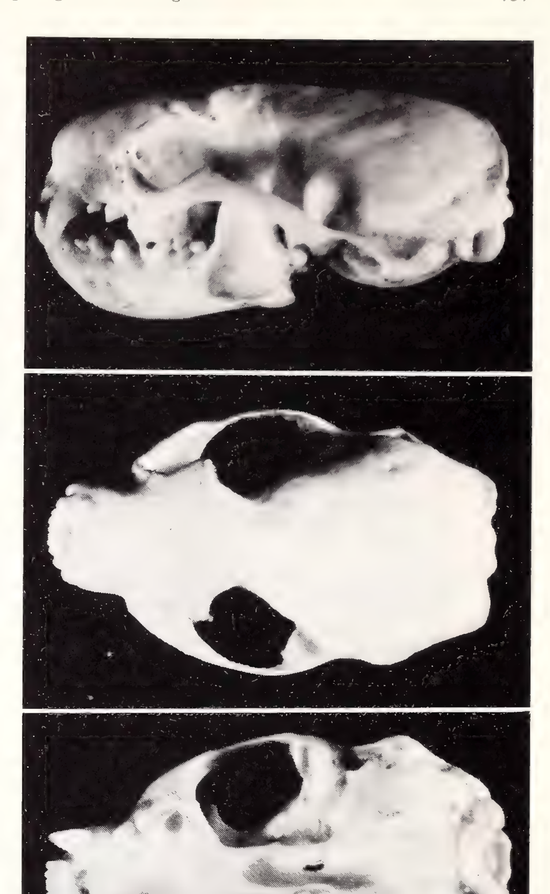


Abb. 3 (oben). Norma lateralis von *V. p. euxina* Pocock, ♀ ad., Lukovit, 28. 5. 1955, No. 36

Abb. 4 (Mitte). Norma verticalis von *V. p. euxina* Pocock, ♀ ad., Lukovit, 28. 5. 1955, No. 36

Abb. 5 (unten). Norma basilaris von *V. p. euxina* Pocock, ♀ ad., Lukovit, 28. 5. 1955, No. 36

knochens abgesondert. Die Form der Nasalia variiert bei *V. peregusna,* und die nach hinten ausgezogenen Enden dieser Knochen sind kürzer als die entsprechenden bei *M. putorius.* Bei einigen Individuen bilden die Nasalia an ihren Hinterenden eine aus zwei gleichlangen Fortsätzen bestehende Gabel, in die sich die Vorderenden der Stirnbeine einschieben. Bei anderen fehlt solche Gabel, und das Hinterende der Nasalia wird in den Bereich der Stirnbeine eingeschlossen. Die Schläfenecken (Postorbitalspitzen) sind breit und laufen seitlich spitz zu. Hinter ihnen verengt sich das Schläfengebiet erheblich; so ist die Interorbitalstriktur schmaler als die Einschnürung der Schnauze hinter den Eckzähnen. Die Crista suborbitalis ist gut entwickelt, die Crista sagittalis nur schwach angedeutet. Jochbögen und Hinterhauptauswüchse sind gut entwickelt, die Gehörblasen sind dreieckig. Die Achse des oberen Backenzahnes (M^1) ist schräger zur Schädelachse eingesetzt als beim Iltis. Der untere Reißzahn (M_1) hat einen gutentwickelten Höcker an der Innenseite, der dem Iltis fehlt. Diese charakteristischen Eigenheiten des Schädels, biometrisch ausgedrückt, sind am besten aus Tab. 2 zu ersehen.

Wenn wir mit der Definition Pocock's (1936) einverstanden sind, daß die Population der Tigeriltisse aus der Nord-Dobrudscha (Rumänien) und Mazedoniens (Jugoslawien) zur Unterart *Vormela peregusna euxina* gehört, wenn wir ferner auch dem Standpunkt Ondrias' (1965) für Griechisch-Mazedonien und West-Thrazien zustimmen, so müssen wir logischerweise zur Schlußfolgerung kommen, daß die bulgarischen Populationen zur gleichen Unterart *euxina* gehören. Damit wir nicht nur von theoretischen Voraussetzungen ausgehen, nahm ich craniologische, dentologische, biometrische und ökologische Vergleiche zwischen bulgarischen männlichen Exemplaren aus Kasanlak, Stara-Zagora, mit solchen aus Mirtschevoda, Nord-Dobrudscha aus den Sammlungen des Ungarischen Naturwissenschaftlichen Museums und den Angaben von Pocock (1936) für diese aus Malkotschi und Mazedonien vor. Es ergab sich: die Condylobasallänge ist bei den bulgarischen Exemplaren 53,4 und 54,8 mm, aus der Nord-

Tabelle 2

Craniologische Messungen

Schädel	Kazanlak 12. VI. 1959 ♂	St. Zagora 30. VII. 1960 ♂	Mirschevoda 5. VI. 1902 No. 2634 ♂	Malkotschi No. 128291 ♂	Malkotschi No. 10641 ♂	Lukovit 28. V. 1955 ♀	Kotel 25. X. 1951 ♀
1. Condylobasallänge (K-P)	53,4	54,8	53,2	53,0	53,0	49,4	50,2
2. Basilarlänge (B-P)	50,0	51,0	51,4	—	—	45,0	45,6
3. Profillänge (A-P)	52,0	52,6	51,6	—	—	49,0	49,8
4. Gesichtsschädellänge (N-P)	18,4	18.2	18,6	—	—	19,6	18,4
5. Stirnmitte-Opisthion (Stm-0)	37,6	39,0	36,8	—	—	35,2	34,6
6. Stirnmitte-Prosthion (Stm-P)	21,8	22,4	22,8	—	—	20,8	22,8
7. Nasenbeinlänge (N-Roh)	12,0	11,6	11,6	—	—	13,2	12,2
8. Schnauzenlänge	14,0	14,0	14,6	—	—	12,2	14,0
9. Schläfenenge (fs-fs)	9,8	10,4	10,0	—	—	10,0	10,4
10. Jochbogenbreite (Zygomat.)	32,2	34,2	33,2	—	—	29,6	30,6
11. Auricularbreite (au-au)	27,6	28,4	27,2	—	—	25,8	27,2
12. Schädelhöhe (Ss-Br)	17,8	17,6	17,4	—	—	16,8	17,6
13. Backenzahnreihenlänge (P_2-M_1)	13,4	14,0	12,6	—	—	12,2	12,4
14. Reißzahnlänge (P_4)	7,8	6,8	6,6	—	—	6,6	6,2
15. Reißzahnlänge (M_1)	7,0	7,2	7,2	—	—	6,6	6,8

Dobrudscha 53,0 und 53,2 mm. Diese Übereinstimmung der Condylobasallängen bei den erwähnten Iltissen von den obengenannten Fundstätten spricht deutlich für die Annahme, daß es sich um ein und dieselbe, für die Balkanhalbinsel charakteristische Unterart handelt. Dasselbe beobachteten wir bei der Grundlänge, wo der Unterschied nur 0,4 mm zu Gunsten des Exemplars aus der Nord-Dobrudscha beträgt, und in der Profillänge beläuft sich der Unterschied von 0,4 bis 1,0 mm zum Vorteil der bulgarischen Exemplare.

Bei der Nasenlänge decken sich die Zahlenindices aus Mirtschevoda und Stara-Zagora, desgleichen auch die der Nasenöffnungsbreite bei den Exemplaren aus Mirtschevoda und Kasanlak und die Reißzahnlänge bei den Exemplaren aus Mirtschevoda und Stara-Zagora. Einen unbedeutenden Unterschied von 0,4 mm beobachteten wir bei der Stirnmitte-Prosthion bei Exemplaren aus Mirtschevoda und Stara-Zagora; in der Auricularbreite bei Exemplaren aus Mirtschevoda und Kasanlak; in der Schädelhöhe bei den Exemplaren aus Mirtschevoda, Kasanlak und Stara-Zagora und in der Reißzahnlänge bei diesen aus Mirtschevoda und Kasanlak.

Bei der Analyse der Indexzahlen der anderen in Tab. 2 aufgezeichneten Längen und Breiten sehen wir unbedeutende Unterschiede von 0,2 bis 2,2 mm; sie sprechen

dafür — craniologisch und dentologisch —, daß die Exemplare aus der Nord-Dobrudscha und jene aus Kasanlak und Stara-Zagora taxonomisch identisch sind.

Die Zahlenindices zeigen bei den somatometrischen Abmessungen Übereinstimmung und kleine Unterschiede, die aber auf die taxonomischen Schlußfolgerungen keinen Einfluß ausüben.

Die ökologischen Bedingungen für die Tigeriltisse in der Nord-Dobrudscha, in Mazedonien und West-Thrazien sind fast übereinstimmend. Nur in einigen Fällen konstatieren wir die Art in Biotopen, die für die geographischen Eigenheiten des Landes (das von der gegebenen Art besiedelt wird) charakteristisch sind.

Innere Organe. Zur Klärung der Unterartenzugehörigkeit von *V. peregusna* untersuchte ich die Morphologie des Verdauungssystems und einige Besonderheiten in den entsprechenden Ausmaßen. Zweifelsohne stehen letztere mit dem Alter der untersuchten Arten in Zusammenhang. Nach den Untersuchungen von SCHWARZ (1954—1956) spricht verschiedene Entwicklung der interären Merkmale bei nahe verwandten Formen, die gleichen Lebensbedingungen ausgesetzt sind, für die Annahme, daß es sich um verschiedene Arten handelt. Um die Zuverlässigkeit einer gegebenen Art aufzuklären und zu beweisen, wurde in letzter Zeit auch zur Untersuchung der inneren Merkmale bei einigen Säugetieren geschritten. SCHWARZ bestätigt, daß eine klare Unterscheidung fast immer zu ermöglichen ist, sogar bei nahestehenden Arten, die sich nach ihrer Ökologie und den Körperausmaßen nur unbedeutend unterscheiden, und zwar auf Grund einiger innerer Merkmale, die als Kennzeichen für taxonomische Schlußfolgerungen dienen.

Wir hatten keine Möglichkeit, die Indices der Innenorgane der Nominalform *V. p. peregusna* im Vergleich zu denen der Unterart *V. p. euxina* auszunützen; so geben wir nur die Maße der letzteren wie folgt:

Tabelle 3

Maße des Verdauungsapparates

Längen und Breiten in mm	Kazanlak 12. VI. 1959 ♂	Stara-Zagora 30. VII. 1960 ♂	Lukovit 28. V. 1955 ♀	Kotel 25. X. 1951 ♀
1. Länge des Verdauungskanals vom Pharynx bis Pars cardialis	149,0	151,0	141,0	142,0
2. Breite nach Pars pylorica	9,0	8,0	7,5	7,0
3. Länge des Dünndarms bis Blinddarm (Intestinum caecum)	1124,0	1126,0	1132,0	1131,0
4. Länge des Dickdarms vom Blinddarm (Intestinum calcum) bis zum Anus	100,0	94,0	84,0	86,0
5. Größte Magenlänge	71,0	69,0	66,5	68,5
6. Größte Magenbreite bei Pars cardialis	18,0	17,5	18,5	17,5
7. Kleinste Magenbreite bei Pars pylorica	12,0	11,5	13,0	12,0
8. Länge des ganzen Verdauungsapparates	1224,0	1220,0	1216,0	1217,0

Zeichnung. Nach dem Typus seiner Zeichnung kann der bulgarische Iltis zur Westform gerechnet werden. Die Bauchseite ist bei der Westform von der Kehle bis zur Schwanzbasis schwarz bis schwarzbraun, auch die Vorder- und Hintergliedmaßen weisen diese Färbung auf, während bei den östlichen Formen in der Bauchmitte einige nicht große helle Flecken vorhanden sind.



Abb. 6. Rückenzeichnung von *Vormela peregusna euxina* Pocock. — a. Kazanlak, 12. 4. 1959, No. 41, ♀ ad., b. Lukovit, 28. 5. 1955, No. 36, ♀ ad.

Der Grundton auf dem Rücken von *V. peregusna euxina* ist hell- bis dunkelbraun mit zahlreichen grellen Flecken und Streifen von gelber oder gelblicher Farbe, was die Zeichnung dieses Tieres sehr bunt macht. Im Gebiet der Schulterblätter bilden sich skapulare, verschieden breite Streifen von unregelmäßiger Form, die sich durch ihre braune Zeichnung, die verschiedene Intensität aufweist, unterscheiden (Abb. 6). Über den Augen verläuft ein breiter, weißer Querstreifen, Stirnbinde genannt (Ognev, 1935), der nach rückwärts zwischen Ohr und Auge durchläuft, zur Kehle herabsteigt und unter dem Ohr als unterbrochener Halbbogen endet (Abb. 2, 7, 9). Die ganze Schnauzen- und Kinnpartie ist rein weiß. Die Ohren sind am Ende mit langen weißen Haaren bedeckt. Im Nackengebiet befinden sich drei weiße Streifen, die allmählich in ihrem rückwärtigen Teil gelblich werden. Für die Westformen sind diese drei Streifen charakteristisch: ein mittlerer, dünner und zwei seitliche breitere. Bei den östlichen mittelasiatischen Tigeriltissen verschmelzen diese drei Streifen in einen weißen Querstreifen, von dem sich drei Fortsätze absondern. Der Schwanz ist verhältnismäßig locker, länger als bei *M. putorius* und mit gelbgrauen Wollhaaren (Fellhaaren) mit einer Beimischung von schwarzen Haaren bedeckt. An der Schwanzbasis und an den Seiten des Schwanzes befinden sich zwei längliche Flecken, deren Größe systematische Bedeutung hat. Es muß hervorgehoben werden, daß in der Zeichnung der bulgarischen Iltisse auch individuelle Abweichungen beobachtet werden.

Ich hatte die Möglichkeit, Iltisse aus Mirtschevoda und der Nord-Dobrudscha (von P. P. von Dombromski, am 5. VI. 1902, ♂, No. 2634 und von Graf K. Karoli, am 1. VI. 1939 gesammelt und als *euxina* von G. Echik determiniert) mit unseren Exemplaren aus der Süd-Dobrudscha zu vergleichen.

Bei den Iltissen aus der Nord-Dobrudscha ist die Rückenzeichnung hell bis dunkelbraun, mit hellen Flecken und gelben Streifen, wie wir es bei den bulgarischen Exemplaren mit einigen kleinen individuellen Abweichungen sehen können. Die weiße Binde verläuft über den Augen und senkt sich unter den Ohren herab. Letztere sind behaart, wie bei den bulgarischen Exemplaren. Der ganze Unterkiefer und die Streifen um die Schnauze sind weiß. Der Schwanz hat die gleiche Behaarung und endet mit schwarzen Haaren. Das Kinn, der Bauch und die Hinterteile sind schwarz.

Der oben durchgeführte Vergleich zeigt, daß wir die bulgarischen Populationen auch nach diesen Merkmalen zur Unterart *euxina* rechnen können. Es wird weiterhin festgestellt, daß das Fellhaar von *V. peregusna* viel kürzer und härter ist als jenes von *M. putorius*. Das spricht für die südlichere Abstammung von *V. peregusna*. Als Eigenheiten des Kopfes wollen wir die Lider, den Schnurrbart und die nackten Nasenteile hervorheben, die schwarz sind. Von gleicher Färbung sind auch die Fußkrallen.

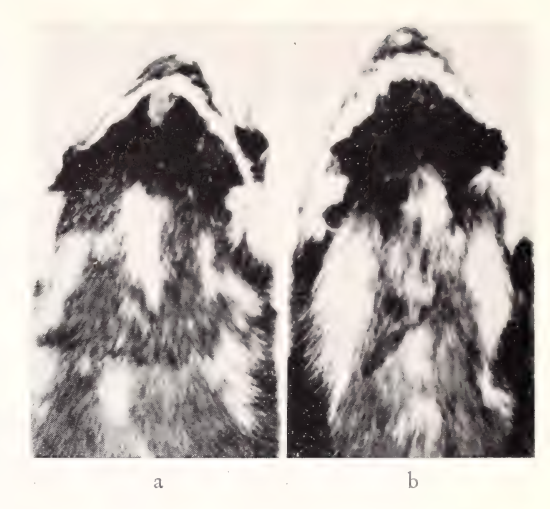


Abb. 7. Oberkopf- und Nackenzeichnung von *Vormela peregusna euxina* Pocock — a. Kazanlak, 12. 4. 1959, No. 41, ♀ ad., b. Lukovit, 28. 5. 1955, No. 36, ♀ ad.

Durch Beobachtungen konnte festgestellt werden, daß sich die jungen Iltisse in der Behaarung augenfällig von den erwachsenen und alten Individuen unterscheiden. Der Grundton der Zeichnung ist bei diesen mehr dunkel und dunkelbraun, und die Fleckenzeichnung ist heller, mit mehr gelber Färbung. Der Schwanz ist nicht so locker (buschig) wie bei den alten Individuen.

Als Schlußfolgerung zur Zeichnung können wir hervorheben, daß *Vormela peregusna euxina* der Nominalform in dem unterbrochenen Occipitalteil des Halses ähnelt, sich aber unterscheidet nach der betont dunkelbraunen Zeichnung, die für die skapularen Streifen charakteristisch ist, bei denen die dunkle Farbe überwiegt.

Fußspuren. Dieselben sind leicht unterscheidbar, da der Bau der Schwielen auf den Vorder- und Hinterfüßen bei *V. peregusna* außergewöhnlich charakteristisch ist und mit den Fußschwielen der anderen Iltisarten bei uns keine Ähnlichkeit aufweist. Dies ist aus Abb. 8 a, b zu ersehen.

Aufenthaltsort. Der Tigeriltis besiedelt sowohl Nord- als auch Süd-Bulgarien. Innerhalb dieses Verbreitungsgebietes wird er unter verschiedenen ökologischen Bedingungen angetroffen: in Steppengebieten mit Gebüsch, in Flußtälern, Schluchten, Wiesen, Lichtungen, Feldern, Weinbergen, Obstgärten, landwirtschaftlichen Höfen, in der Nähe von Dörfern u. a.; er zieht aber immer trockenes und offenes Gelände vor.

Lebensweise. Die Biologie von *V. peregusna* ist nicht genügend erforscht. Aktiv ist er in den Morgen- und Abendstunden. Nach seinen Bewegungen und seinem Verhalten erinnert er fast an *M. putorius.* Ein besonders eigenartiges Aussehen erhält dieser Iltis durch seinen originellen Kopf mit den verhältnismäßig großen Ohren, die mit einem weißen Haarstreifen umgeben sind. Bei Schreck oder Reizung hebt er seinen sich sträubenden Schwanz in charak-



Abb. 8. V. p. euxina Pocock — a. Rechte Vorderpfote, Dorf Tschepintzi, Bezirk Sofia, 1. 6. 1952, No. 28, ad., b. Rechte Hinterpfote des gleichen Tieres

teristischer Weise zum Rücken empor, biegt seinen bunten (gefleckten) Kopf ein wenig nach oben und fletscht mit aufgestellten Ohren die Zähne (Abb. 9). Er stößt die für ihn charakteristischen Laute aus, die dem Knurren eines Hundes ähneln, nicht dagegen dem typischen Schnalzen, das für die anderen kleineren Musteliden bekannt ist. Alle seine Bewegungen sind rasch und geschickt. Beim Laufen krümmt er nicht seinen Rücken; sein Schwanz wird dabei gestreckt.

V. peregusna ist vor allem ein Nachttier. Es verbringt einen erheblichen Teil seines Lebens im Bau, in welchem es auch schläft; es konnten aber Fälle beobachtet werden, in denen es während des Tages sein Schlupfloch verließ und in seinem Bezirk herumstreifte. In den Weinbergen östlich von Russe beobachtete ich am 20. 6. 1950 ein männliches und ein weibliches Exemplar von *V. peregusna,* die sich nicht weit von ihrem Bau entfernt sonnten. Bei meinem Versuch, mich ihnen mehr zu nähern, richtete sich das Männchen auf, lugte nach allen Seiten und fing schwach zu knurren an. Das



Abb. 9. Vormela peregusna; lebende Tiere im Zoo Köln (Aufnahme: Dr. E. Mohr, 12. 5. 1961)

Weibchen lief dem Bau zu, und das Männchen machte den gleichen Versuch, wurde jedoch erlegt. Ich untersuchte den Bau der Tiere, der in diesem Falle aus einer ungefähr 25 bis 30 cm unter der Erdoberfläche verlaufenden Röhre von 80 bis 100 cm Länge bestand. Auf der rechten Seite, in ungefähr 30 cm Entfernung vom Eingang, war der Anfang einer seitlichen Abzweigung zu sehen. Ich konnte nicht feststellen, ob sich im Bau auch Junge befanden.

Es ist bekannt, daß *V. peregusna* sich selbst den Bau anfertigt; er benutzt aber auch solche von Zieseln, Hamstern und anderen kleinen Nagetieren.

Die Brunftperiode fällt in den Monat März; die Trächtigkeit dauert ungefähr 2 Monate. Im Mai wirft das Weibchen 4 bis 8 Junge. Jungtiere wurden bis Ende Juni zusammen mit der Mutter beobachtet, und es sind Fälle bekannt, in denen das Männchen im Bau zusammen mit den Jungen gefangen wurde.

Wie Versuche zeigen, kann dieses Tier leicht gezähmt werden; es erträgt leicht ein Leben im Käfig, besonders wenn die Iltisse noch als Jungtiere gefangen wurden.

Nahrung. Nach Angaben aus der Literatur besteht seine Nahrung hauptsächlich aus

mäuseartigen Nagetieren, Zieseln, Hamstern, auch aus Fröschen, Eidechsen u. a. Manchmal überfällt er sogar kleine Hasen, kleine Vögel usw. Untersuchungen an fünf Mägen ergaben folgende Resultate:

1. Im Magen aus dem Bezirk der Stadt Lukovit, 28. 5. 1955, stellte ich vornehmlich Haare und Felle von mäuseartigen Nagetieren und kleine Teile von Insekten aus der Gruppe der Hartflügler fest.

2. Im Magen aus dem Areal der Obst- und Gemüsegärten von Kazanlak, 12. 6. 1959, fand ich nur Knochen und Häute von Fröschen und solche einer Eidechse.

3. Im Magen aus den Waldperipherien des Parkes „Ajasmoto" bei Stara-Zagora, 30. 7. 1960, Knochen und unverdaute Haare von kleinen Nagetieren, Federn eines kleinen Vogels, Gräser.

4., 5. In 2 Mägen aus den östlichen Bezirken der Stadt Russe, aus den Weinbergen, 20. 6. 1950, stellte ich kleine Knochen und die Haut eines Frosches fest, desgleichen auch ein wenig Gras.

Wirtschaftliche Bedeutung. Der Tigeriltis, auch die anderen Iltisse in Bulgarien, gehören zum schädlichen Wild, das für die Jagd zu jeder Jahreszeit freigegeben ist. Man darf aber nicht vergessen, daß der Tigeriltis als Vertilger kleiner Nagetiere eher nützlich ist, da die mäuseartigen Nagetiere als Träger von Infektionskrankheiten auftreten können. In diesem Falle müßte man erwägen, diese Art unter ganzjährigen Schutz zu stellen, besonders wenn man sich vor Augen hält, daß dieser bemerkenswerte Vertreter aus der bulgarischen Fauna schon ziemlich selten im Lande anzutreffen ist. Sein Fell hatte in der Vergangenheit für einige Ostvölker einen großen Wert, und die Herrscher aus diesen Ländern beschenkten Gäste, die sie ehren wollten, oder verdiente Bürger, mit Tigeriltisfellen. In Bulgarien findet sein Fell kein großes Interesse, auch nicht was die Ausfuhr anbelangt, obwohl es mit den Fellen der übrigen Iltisse gesammelt wird. Aus statistischen Angaben ist ersichtlich, daß jährlich im Lande ungefähr 1200 Felle von diesem Iltis eingesammelt werden. Erbeutet wird er durch Abschuß, Kisten- und andere Fallen.

Vormela peregusna euxina stellt auch jetzt noch eine seltene und nicht genügend erforschte Art der Fauna Bulgariens dar, insbesondere was seine Biologie betrifft.

Zusammenfassung

Auf der Grundlage von Körper- und Schädelmaßen, von Schädel- und Zahnstrukturen, von Fellfärbung und Zeichnungsmustern wird die systematische Stellung der bulgarischen Tigeriltisse *(Vormela peregusna)* diskutiert. Ihre Zugehörigkeit zur Subspezies *V. p. euxina* darf als erwiesen angesehen werden. Angaben zur Biologie, Ökologie und wirtschaftlichen Bedeutung dieser Art in Bulgarien schließen sich an.

Summary

Based on body and skull measurements and on the structures of the skull and teeth, as well as on the colour of the skin and its pattern, the taxonomy of *Vormela peregusna* in Bulgaria is discussed. Almost certainly it belongs to the subspecies *V. p. euxina.* In addition, data on the biology, the ecology and the economic importance of the species in Bulgaria are given.

Literatur

Atanassov, N. (1960): Säugetiere. Bulgarien von heute. H. 6, 35—37.

Atanassov, N. (1961): Der Tigeriltis *(Vormela peregusna* Gueld.) in Bulgarien. Jagd und Fischerei, H. 12, Sofia.

Atanassov, N., u. Peschev, Z. (1963): Die Säugetiere Bulgariens. Säugetierkundl. Mitt **11**, 101—112.

Boetticher, H. v. (1936): Über das Vorkommen des Tigeriltis *(Vormela peregusna* Gueld.) in Bulgarien. Z. Säugetierkunde **11**, 341—342.

BUNESCO, A. (1959): Contribution à l'étude de la repartition géographique de quelques mammifères méditerranées en Roumanie. Säugetierkundl. Mitt. **7**, 1—4.
CALINESCU, R. J. (1931): Mamiferale Romaniei. Bucuresti.
DULIC, B., u. TORTIC, M. (1960): Verzeichnis der Säugetiere Jugoslawiens. Säugetierkdl. Mitt. **8**, 1—12.
GROMOV, J. M., u. a. (1963): Säugetierfauna der UdSSR, Bd. **2**, Moskau—Leningrad (russ.).
HEINRICH, W. (1940): Der Tigeriltis in Bulgarien. Der Zool. Gart. N. F. **12**, 322—325.
KATTINGER, E. (1934): Beiträge zur Vogelkunde Nordgriechenlands. Verh. Orn. Ges. Bayerns **20**, 349—437.
MARKOV, G., & CHRISTOV, L. (1960): Bosainizite na juschna dobrudscha. Sp. Priroda **9**, 6. (bulgar.).
MARKOTSCH, G. W. (1959): Der Tigeriltis *(Vormela peregusna* Gueld.), eine seltene Art in der RVR. Ocrotirea naturii **4**, 157.
MARTINO, W. (1937): Prilog sa sistematiku twora. Lowza, br. 9—10, 1—5. (serbisch).
MILLER, G. S. (1912): Catalogue of the mammals of western Europe. London.
NOWIKOV, G. A. (1956): Raubtiere der Fauna der UdSSR. Moskau—Leningrad (russ.).
OGNEV, S. J. (1935): Die Säugetiere der UdSSR und der Nachbarländer. Bd. 3, Moskau—Leningrad (russ.).
ONDRIAS, J. C. (1965): Die Säugetiere Griechenlands. Säugetierkundl. Mitt. **13**, 109—127.
POCOCK, R. J. (1936): The Polecats of the Genera *Putorius* and *Vormela* in the British Museum. Proc. Zool. Soc. London, 691—723.
STROGANOV, S. U. (1948): Neue Angaben zur Systematik des Tigeriltis *(Vormela peregusna* Gueld.). Trud. zool. Inst. **7**, 129—131 (russ.).
SCHWARZ, S. S. (1954): Zur Frage der Artenspezialisierung bei den Wirbeltieren. Zool. Journ. **33**, H. 6 (russ.).
SCHWARZ, S. S. (1956): Zur Frage der Entwicklung einiger interessanter Merkmale der Landwirbeltiere. Zool Journ. **35**, H. 6 (russ.).
TATARINOV, K. A. (1957): Materialien zur Dynamik einiger Säugetiere in der Ukraine. Staatsuniv. Lwow, Mater. po zoogeogr. suschi.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dr. N. ATANASSOV, Bulgarische Akademie der Wissenschaften, Zoologisches Institut und Museum, Boulevard Ruski 1, Sofia, Bulgarien

Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei Boviden

Von HENRIETTE OBOUSSIER und HARALD SCHLIEMANN

Aus dem Zoologischen Staatsinstitut und Zoologischen Museum Hamburg

Eingang des Ms. 10. 8. 1966

A. Einleitung

Zwischen dem Hirngewicht und der Körpergröße besteht eine regelhafte Beziehung. SNELL (1892), DUBOIS (1898), LAPICQUE (1898), KLATT (1921) u. a. konnten zeigen, daß das Hirngewicht in Abhängigkeit vom Körpergewicht entsprechend der heute als Allometrieformel bekannten Funktion $y = b \cdot x^a$ (y = Hirn-, x = Körpergewicht) zu- bzw. abnimmt. Der Exponent a der Allometrieformel beschreibt das Ausmaß der Hirngewichtszunahme bei einer bestimmten Körpergewichtssteigerung. Auf die Höhe des Wertes von b haben Faktoren Einfluß, die außer der Körpergröße das Hirngewicht beeinflussen. Es sind hier in diesem Zusammenhang die progressive Entwicklung höherer Zentren des Hirns und der Ausbau einzelner, bestimmten Leistungen zugeordneter Systeme als bedeutungsvoll zu nennen (STEPHAN, 1959; STEPHAN u. SPATZ, 1961; STARCK, 1965; STEPHAN u. BAUCHOT, 1965). Mit Hilfe der Allometrieformel lassen sich

die Hirngewichte unterschiedlich großer Tiere einer Spezies oder eines begrenzten Verwandtschaftskreises miteinander vergleichen, und der Körpergrößeneinfluß auf das Hirngewicht wird erkennbar. Nicht durch Körpergrößeneinfluß bedingte Hirngewichtsunterschiede zwischen verschiedenen Spezies, deren Vergleichbarkeit durch ihre systematisch-phylogenetische Zusammengehörigkeit gesichert sein muß, haben beide oder einen der oben genannten Faktoren zur Ursache. Diese Hirngewichtsunterschiede bilden die Grundlage für die Feststellung der Encephalisation (STEPHAN u. SPATZ, 1961). Zur Beurteilung des phylogenetischen Ranges, den Säugetiere in bezug auf die Entwicklung des Hirnes einnehmen, ist die auf die Körpergröße bezogene Ausdehnung des Neocortex am besten geeignet. STEPHAN u. SPATZ (1961) haben nachgewiesen, daß Encephalisationsunterschiede bei Insektivoren in manchen Fällen mit Unterschieden in der Neocortikalisation korreliert sind. Besteht das Untersuchungsmaterial aus Tieren einander ähnelnder Anpassungstypen eines Verwandtschaftskreises, so ist es wahrscheinlich, daß größenunabhängige Hirngewichtsdifferenzen durch Unterschiede in der Neocortikalisation und den mit dem Neocortex in Verbindung stehenden neencephalen Strukturen des Hirns verursacht sind.

Während sich die Größe des Neocortex nur mit Hilfe von Schnittserien (STEPHAN, z. B. 1956a u. b, 1961; SCHUMACHER, 1963) oder einer makroskopischen Präparation (WIRZ, 1950; BAUCHOT u. STEPHAN, 1961) erfassen läßt, kann an Hand der mit Hilfe allometrischer Verfahren leicht erkennbaren Encephalisationsunterschiede, wie auch STEPHAN und BAUCHOT (1965) betonen, rasch ein erster Überblick über zu untersuchendes Material gewonnen werden.

Die Unterschiede im Körpergewicht zwischen kleinen und großen Vertretern der Familie Bovidae sind erheblich: Bei dem hier vorgelegten Material wiegen die kleinsten Tiere etwas mehr als 3 kg *(Nesotragus)*, die größten dagegen etwa 900 kg *(Syncerus)*. Die Hirngewichte schwanken zwischen 30 und mehr als 600 g. Es soll, soweit das Material es gestattet, untersucht werden, wie die Hirngewichtszunahme bei steigender Körpergröße erfolgt und ob sie sich innerhalb der Bovidae durchgehend und allein als Folge der Zunahme des Körpergewichtes verstehen läßt, oder ob größenunabhängige Hirngewichtszunahmen zu verzeichnen sind, die — wie auch RÖHRS (1959, 1961) sagt — im Hinblick auf die phylogenetische Stellung der Tiere innerhalb ihres Verwandtschaftskreises interessant sind.

B. Material und Methode

Die untersuchten Tiere wurden auf mehreren Afrikareisen[1] gesammelt. Insgesamt wurden für diese Mitteilung die Hirn-Körpergewichtsdaten von 147 Tieren, die sich auf die Unterfamilien Antilopinae, Bovinae, Cephalophinae und Hippotraginae[2] verteilen, ausgewertet. Die Tiere wurden nach dem Sammeln sofort verwogen; bei den Gewichtsangaben handelt es sich um Bruttogewichte. Der unterschiedliche Blutverlust und nicht reproduzierbare Verdunstungsverluste bei in Teilen gewogenen Tieren beeinträchtigen die Genauigkeit der Werte, sie sind jedoch bei der Feldarbeit kaum zu vermeiden. Die Tiere wurden möglichst rasch nach ihrem Tode präpariert, die herausgenommenen Hirne vor der Formolfixierung gewogen. In der nachfolgenden Tabelle (S. 466) sind

[1] In Angola (1959 und 1961) und in Ostafrika (1963 und 1965). Die Reisen wurden durchgeführt mit Mitteln der Hochschulabteilung Hamburg, der Joachim-Jungius-Gesellschaft der Wissenschaften, des Forschungsrates der Freien und Hansestadt Hamburg, der Hamburgischen wissenschaftlichen Stiftung, der Universitätsgesellschaft Hamburg, der hansischen Universitätsstiftung (BAT) und der Hamburger Wirtschaft. Die Teilnahme H. SCHLIEMANNS (1965) wurde durch die DFG ermöglicht.

[2] Systematik nach SIMPSON (1945).

die für diese Untersuchung verwendeten Daten zusammengestellt. Die arithmetischen Mittel der Hirn- und Körpergewichte wurden nach dem Ausscheiden juveniler Tiere, deren Körpergewicht außerhalb der Streuungsbreite der anderen, adulten Artgenossen lagen, errechnet. Altersunterschiede innerhalb der adulten Tiere wurden angesichts des geringen Materials nicht berücksichtigt, obwohl vielfach die ältesten Tiere die in bezug auf die Körpergröße am stärksten entwickelten waren (Oboussier, 1963, 1964, 1965). Lediglich für jedes Tier, das den Zahnwechsel noch nicht beendet hatte, ist in der Tabelle zur Kennzeichnung ein * aufgeführt. Unterarten und Geschlechter werden nicht gesondert betrachtet.

Tabelle der Hirn- und Körpergewichte

		Anzahl der Wert-paare	durchschnittl. Körpergewicht		durchschnittl. Hirngewicht	
			kg	(min.-max.)	g	(min.-max.)
Antilopinae						
Aepyceros melampus	(A)	8	59,5	(40— 78)	162,7	(150—196)
Aepyceros petersi	A	3/4	57,7	(51— 62)	195,3	(166—215)
Antidorcas marsupialis	B	12**	35,8	(23— 40)	135,3	(114—145)
Gazella granti	(C)	4	58,0	(41— 75)	158,3	(143—180)
Gazella thomsoni	C	7*	19,6	(17— 24)	87,7	(74— 96)
Litocranius walleri	D	2	40,0	(38— 42)	117,5	(105—130)
Nesotragus moschatus	E	3*	3,3	(3,2—3,5)	32,7	(32— 36)
Oreotragus oreotragus	F	3*	12,0	(11— 14)	58,7	(54— 62)
Ourebia ourebi	G	5	14,6	(13— 16)	57,6	(50— 70)
Raphicerus campestris	H	7/8	10,7	(10— 12)	51,5	(44— 57)
Rhynchotragus kirki[1]	I	10*	4,8	(3,7—6,0)	33,8	(29— 37)
Bovinae						
Limnotragus spekii[2]	J	2*	48,5	(42— 45)	157,5	(145—170)
Strepsiceros strepsiceros[2]	K	2	172,5	(160—185)	342,0	(340—344)
Strepsiceros imberbis[2]	(K)	2	145,0	(140—150)	219,0	(214—224)
Syncerus caffer	L	2	750,0	(600—900)	605,0	(570—640)
Taurotragus oryx	M	2	500,0	(400—600)	485,0	(440—530)
Tragelaphus scriptus	N	1	28,0		145,0	
Cephalophinae						
Cephalophus leucogaster	(P)	1	13,0		93,0	
Cephalophus monticola	[P]	1	6,0		52,0	
Cephalophus nigrifrons	P	3**	13,3	(11— 15)	83,0	(79— 86)
Sylvicapra grimmia	Q	8****	12,8	(11— 16)	79,1	(68— 96)
Hippotraginae						
Adenota kob[2]	R	2/3	105,0	(100—110)	204,0	(204)
Alcelaphus buselaphus	S	4*	153,8	(130—170)	293,5	(250—329)
Alcelaphus lichtensteini	(S)	1	165,0		357,0	
Damaliscus korrigum	(T)	3	135,0	(120—150)	270,7	(259—288)
Damaliscus lunatus	T	6**	117,5	(80—150)	302,0	(260—330)
Gorgon taurinus[2]	U	11***	160,1	(115—195)	359,7	(317—390)
Hippotragus equinus	V	8*	238,8	(215—280)	387,9	(363—405)
Hippotragus niger	(V)	2	162,5	(160—165)	281,0	(280—282)
Kobus defassa	W	5	230,2	(221—250)	313,0	(303—325)
Onotragus leche[2]	X	3	123,0	(122—125)	222,7	(220—225)
Oryx gazella	Y	2	130,0	(120—140)	274,0	(261—287)
Redunca arundinum	Z	5/6	61,4	(50— 71)	138,0	(130—147)
Redunca fulvorufula	(Z)	1	31,0		109,0	
Redunca redunca	[Z]	2	47,5	(45— 50)	123,5	(117—130)

[1] Nomenklatur n. Ellerman et al. (1953). — [2] Nomenklatur n. Roberts (1951).

Zur graphischen Darstellung der Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht wurden die entsprechenden Werte aller zur Verfügung stehenden Individuen in ein Koordinatensystem mit doppelt logarithmischer Unterteilung eingetragen. Hier streuen die Werte um eine Gerade, entsprechend der Tatsache, daß die logarithmierte Form der Allometrieformel eine Gleichung ersten Grades ($\log y = \log b + a \log x$) darstellt. Dem Punkteschwarm der Mittelwerte der Hirn- und Körpergewichte wurden für interspezifische Vergleiche Geraden angepaßt, die mit den für lineare Regressionen gültigen Rechenverfahren bestimmt wurden (WEBER, 1956; BONNIER u. TEDIN, 1959). Der Regressionskoeffizient a (= Exponent der Allometrieformel) wurde nach der Formel $a = \frac{\Sigma (x_i - \bar{x}) \cdot (y_i - \bar{y})}{\Sigma (x_i - \bar{x})^2}$ [3] errechnet. Der Wert von a stellt den Tangens des Anstiegswinkels der Regressionsgeraden dar. Für b ergibt sich: $\log b = \log y - a \log x$. Der Korrelationskoeffizient (r) wurde nach der Formel $r = \frac{\Sigma (x_i - \bar{x}) \cdot (y_i - \bar{y})}{\sqrt{\Sigma (x_i - \bar{x})^2 \cdot \Sigma (y_i - \bar{y})^2}}$ [4] ermittelt. Der Zufallhöchstwert von r (zw)[5] bezeichnet bei N — 2 Freiheitsgraden die Grenze, die der Korrelationskoeffizient nicht unterschreiten darf, damit entsprechend der angegebenen Wahrscheinlichkeit (P) der Zusammenhang zwischen den Wertereihen als gesichert angesehen werden darf. Encephalisationsunterschiede sind in der graphischen Darstellung bei gleichem Körpergewicht aus dem direkten Abstand der Mittelwerte[6] zweier Spezies, bei ungleichem Körpergewicht durch Bezug auf die Regressionsgerade erkennbar.

C. Ergebnisse

Die Regressionsgerade für die Familie Bovidae wird dargestellt durch: $\log y = 1{,}2258 + 0{,}56 \cdot \log x$. Bei erheblicher Streuung der Einzelwerte (s. Tabelle u. Abbildung) scharen sich die Mittelwerte relativ dicht um die Regressionsgerade ($r = 0{,}98$; $zw < 0{,}55$ bei $P = 0{,}01\,\%$). Der Regressionskoeffizient 0,56 wurde bei allometrischen Untersuchungen der Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht häufig errechnet. Er charakterisiert, wie STEPHAN (1959) sagt, die „normalste" Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht. Die getrennte Berechnung der Regressionsgeraden für die Unterfamilien ergibt für die Antilopinae, die Cephalophinae und Hippotraginae sehr ähnliche Regressionskoeffizienten (Antilopinae: $\log y = 1{,}1195 + 0{,}62 \cdot \log x$; $r = 0{,}98$; $zw < 0{,}90$ bei $P = 0{,}01\,\%$; Cephalophinae: $\log y = 1{,}2261 + 0{,}63 \cdot \log x$; $r = 0{,}96$; $zw < 0{,}90$ bei $P = 5\,\%$; Hippotraginae: $\log y = 0{,}9996 + 0{,}67 \cdot \log x$; $r = 0{,}95$; $zw < 0{,}80$ bei $P = 0{,}01\,\%$). Die Regressionsgerade für die Bovinae zeichnet sich durch einen flacheren Anstiegswinkel ($\log y = 1{,}4672 + 0{,}45 \cdot \log x$; $r = 0{,}98$; $zw < 0{,}98$ bei $P = 0{,}01\,\%$) aus, der allerdings nicht als gesichert betrachtet werden darf, da die Mittelwerte jeder Spezies aus nur zwei Wertepaaren errechnet werden mußten.

Die geringe in jeder Spezies zur Verfügung stehende Individuenzahl bedingt, daß über die Variationsbreite von Hirn- und Körpergewicht innerhalb jeder Spezies kaum sichere Aussagen gemacht werden können. Eine durchgehende Rangordnung der hier untersuchten Spezies der Bovidae aufstellen zu wollen, erscheint aus diesem Grunde nicht vertretbar. Ein Versuch dieser Art würde sicherlich in vielen Fällen eine nicht

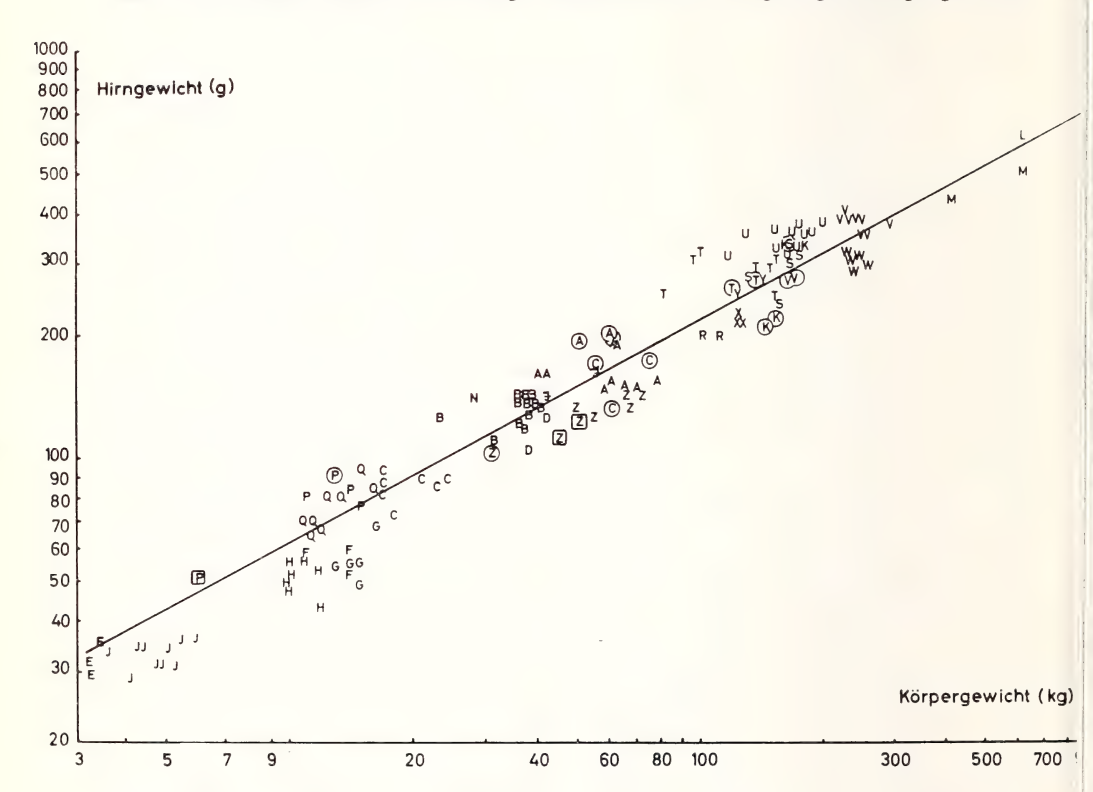
[3] WEBER, S. 281.

[4] WEBER, S. 285.

[5] WEBER, S. 296, 439.

[6] Spezies-Mittelwerte wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht in die Abbildung eingetragen.

reale Rangfolge auf Grund häufig unbedeutender Encephalisationsunterschiede, die durchaus zufälliger Natur sein können, konstruieren. Die Arten *Aepyceros petersi, Alcelaphus lichtensteini, Cephalophus leucogaster, Cephalophus monticola, Strepsiceros strepsiceros* und *Tragelaphus scriptus,* die in diesem Material relativ hoch encephalisiert erscheinen, sind nur durch ein oder sehr wenige Individuen vertreten. Dasselbe gilt für die Spezies *Redunca redunca* und *Strepsiceros imberbis,* die hier beide eine relativ niedrige Encephalisation aufweisen. Mit Hilfe der Hirn- und Körpergewichte dieser und anderer Arten können keine die Rangfolge betreffenden Aussagen gemacht werden. Auch die Tatsache, daß die Regressionsgerade der Cephalophinae gegenüber derjenigen der Antilopinae fast parallel in Richtung auf höhere Hirngewichte verschoben ist, läßt nur mit dem Vorbehalt einer späteren Prüfung an reichlicherem Material den Schluß zu, daß die Cephalophinae gegenüber den Antilopinae höher encephalisiert sind. Es muß beachtet werden, daß fast 50 % der aus dieser Unterfamilie untersuchten Individuen vermutlich ihr volles Endgewicht noch nicht erreicht hatten und von den Arten *Cephalophus leucogaster* und *Cephalophus monticola* nur je ein Tier untersucht werden konnte. Für die in größeren Individuenzahlen vertretenen Spezies *Damaliscus lunatus* und *Gorgon taurinus* dagegen mag die Feststellung einer relativ hohen Encephalisation berechtigt sein. Es muß allerdings auch hier hinzugefügt werden, daß der Körpergewichtsmittelwert von *Damaliscus lunatus* in drei Fällen und der von *Gorgon taurinus* in einem Fall von Individuen stark beeinflußt wird, die ihren Zahnwechsel noch nicht beendet hatten und infolge eines vermutlich zu geringen Körpergewichtes



Hirngewichte (y-Achse) und Körpergewichte (x-Achse) aller untersuchten Individuen im doppelt-logarithmierten Koordinatensystem. Individuen einer Art sind mit dem gleichen Buchstaben bezeichnet (s. in der Tabelle die Spalte hinter den Spezies-Namen). Die Regressionsgerade $\log y = 1{,}2258 + 0{,}56 \log x$ wurde an Hand der Spezies-Mittelwerte errechnet.

relativ sehr hoch encephalisiert erscheinen. Gegen *Gorgon taurinus* und *Damaliscus lunatus* heben sich einige anscheinend relativ niedrig encephalisierte Spezies, nämlich *Ourebia ourebi, Raphicerus campestris, Redunca arundinum* und *Rhynchotragus kirki,* ab. Eine mittlere Position nehmen *Aepyceros melampus, Antidorcas marsupialis, Gazella thomsoni, Hippotragus equinus* und *Kobus defassa* ein.

Diese Gruppierung ist sicherlich noch keine endgültige. Sie zeigt aber, daß die Bovidae in bezug auf die Encephalisation sehr wahrscheinlich nicht homogen sind. Materialvermehrung ist notwendig, damit die Encephalisationsunterschiede – sie betragen maximal (zwischen *Damaliscus lunatus* und *Ourebia ourebi*) ca. 60 % – gesichert und unter Einbeziehung der weiter oben genannten Spezies feiner abgestuft werden können. Eine Deutung dieser Unterschiede kann erst nach ihrer Sicherung und einer quantitativen Bestimmung der Größe des Neocortex versucht werden.

Die für den intraspezifischen Vergleich errechneten Regressionsgeraden konnten nicht gesichert werden. Es ist aber nicht unwahrscheinlich, daß auch bei den Bovidae für die Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht der bekannte Unterschied in der Höhe des Regressionskoeffizienten zwischen intra- und interspezifischer Allometrie regelhaft auftritt (Dubois, 1898; Lapicque, 1898, 1907; Klatt, 1921; Herre, 1955; Röhrs, 1959). Für die drei Arten mit den größten Individuenzahlen ergab sich: $\log y = 1{,}7739 + 0{,}23 \cdot \log x$ bei *Antidorcas marsupialis* ($r = 0{,}44$; $zw > 0{,}55$ bei $P = 5\,\%$), $\log y = 2{,}0271 + 0{,}24 \cdot \log x$ bei *Gorgon taurinus* ($r = 0{,}54$; $zw > 0{,}60$ bei $P = 5\,\%$) und $\log y = 1{,}3780 + 0{,}22 \cdot \log x$ bei *Rhynchotragus kirki* ($r = 0{,}42$; $zw > 0{,}60$ bei $P = 5\,\%$). Ob bezüglich des Verhaltens des Hirngewichtes bei steigendem Körpergewicht Unterschiede zwischen den Geschlechtern einer Art bestehen, kann nach dem hier vorgelegten Material noch nicht entschieden werden.

Ein Anhaltspunkt zur Beurteilung der Frage, ob eine lineare Regression die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Bovidae hinreichend gut beschreibt, oder ob dem Punkteschwarm der Mittelwerte im doppelt logarithmischen Koordinatensystem eine Parabel besser angepaßt ist (Count, 1946; Stephan, 1959; Schumacher, 1963), wurde folgendermaßen zu erreichen versucht: Das Material wurde in drei von der systematischen Gliederung unabhängige Gewichtsklassen unterteilt. Für jede dieser Klassen wurde die Regressionsgerade bestimmt und die unterschiedlichen Anstiegswinkel miteinander verglichen. Es ergab sich für die Gewichtsklasse bis 20 kg Körpergewicht: $\log y = 1{,}1905 + 0{,}59 \cdot \log x$ ($r = 0{,}86$; $zw < 0{,}85$ bei $P = 1\,\%$), für die Klasse 20–100 kg: $\log y = 1{,}4043 = 0{,}45 \cdot \log x$ ($r = 0{,}78$; $zw < 0{,}75$ bei $P = 1\,\%$) und für die Klasse über 100 kg: $\log y = 1{,}4106 + 0{,}48 \cdot \log x$ ($r = 0{,}86$; $zw < 0{,}60$ bei $P = 1\,\%$). Nach dieser Aufteilung des gesamten Materials folgt die Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht in den beiden oberen Gewichtsklassen damit Regressionsgeraden, die einen flacheren Anstiegswinkel besitzen als die Gerade der Klasse mit den niedrigeren Körpergewichten. Diese Befunde erlauben die Deutung, daß die Gerade $\log y = 1{,}2258 + 0{,}56 \cdot \log x$ den Punkteschwarm der Hirn-Körpergewichte nicht optimal repräsentiert. Die unterschiedlichen Anstiegswinkel sind allerdings nicht gegeneinander abzusichern (t-Analyse, Bonnier u. Tedin, S. 146). Die Befunde bedeuten nicht, daß sich an diesem Material eine Gesetzmäßigkeit dergestalt zeigt, daß die Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei größeren Körpergewichtsunterschieden im doppelt logarithmischen Koordinatensystem nicht durch eine Gerade darstellbar sind. Die flacheren Anstiegswinkel der Geraden der zwei Klassen mit dem höheren Körpergewicht sind dadurch bedingt, daß in die Berechnung der Regressionsgeraden die Wertepaare der Bovinae mit eingehen. Für diese aber war eine Regressionsgerade mit dem Koeffizienten 0,45 gefunden worden (s. S. 467). Berechnet man für die zwei Gewichtsklassen die Regressionen ohne die Wertepaare der Bovinae, so ergeben sich durchaus für alle drei Klassen sehr ähnliche Koeffizienten ($a_{0-20} = 0{,}59$; $a_{21-100} = 0{,}54$; $a_{101-250} = 0{,}56$) (s. auch die Regressionskoeffizienten der Antilopinae, Cephalophinae

und Hippotraginae). Damit ist für das hier vorgelegte Material unter Ausschluß der Bovinae die Linearität der Regression des Hirngewichtes auf das Körpergewicht bis zu 250 kg Körpergewicht wahrscheinlich gemacht. Eine Abhängigkeit des Hirngewichtes vom Körpergewicht nach einer parabolischen Funktion kann sich offensichtlich innerhalb eines größeren Verwandtschaftskreises dann ergeben, wenn die systematischen Gruppen, die zu diesem Verwandtschaftskreis gehören, in bezug auf die sie kennzeichnenden Exponenten der Allometrieformel nicht übereinstimmen und sich eine bzw. mehrere Gruppen, deren Vertreter ein relativ hohes Körpergewicht besitzen, gleichzeitig durch relativ niedrige Exponenten auszeichnen.

Zusammenfassung

Die Beziehungen des Hirngewichtes zum Körpergewicht werden in einem interspezifischen Vergleich an 147 Tieren aus 35 Spezies untersucht. Die Berechnung der dem Punkteschwarm der Mittelwerte der Hirn- und Körpergewichte angepaßten Regressionsgeraden ergibt: log Hirngewicht = 1,2258 + 0,56 · log Körpergewicht (Korrelationskoeffizient r = 0,98). Ein Vergleich der Hirngewichtsdifferenzen nach Elimination des Körpergrößeneinflusses macht wahrscheinlich, daß die Bovidae bezüglich der Encephalisation nicht homogen sind. Es kann an dem vorgelegten Material eine Gruppe von Spezies mit hoher Encephalisation *(Damaliscus lunatus, Gorgon taurinus,* Cephalophinae) von einer mit mittlerem *(Aepyceros melampus, Antidorcas marsupialis, Gazella thomsoni, Hippotragus equinus, Kobus defassa)* und einer weiteren mit relativ niedrigem Encephalisationsniveau *(Ourebia ourebi, Raphicerus campestris, Redunca arundinum, Rhynchotragus kirki)* unterschieden werden. Mit Hilfe weiterführender Untersuchungen, die die quantitative Erfassung des Neocortex zum Ziele haben, wird festgestellt werden können, ob diesen bislang noch nicht gesicherten Unterschieden in der Encephalisation entsprechende Differenzen in der Neocortikalisation zugrunde liegen, wie sie durch unterschiedlichen Furchenreichtum angedeutet zu sein scheinen (Oboussier, 1966; v. Tyszka, 1966).

Summary

This study considers the interspecific relation between brain weight and body weight in Bovidae based on 147 individuals of 35 different species. The arithmetic means of the brain weights and body weights fit into the formula: log brain weight = 1.2258 + 0.56 · log body weight (correlation coefficient = 0.98). Comparison of differences in brain weight after elimination of the effect of body weight makes it probable that the Bovidae cannot be regarded as homogeneous in their encephalization. A group of highly encephalized species *(Damaliscus lunatus, Gorgon taurinus,* Cephalophinae) have been distinguished from one with a medium *(Aepyceros melampus, Antidorcas marsupialis, Gazella thomsoni, Hippotragus equinus, Kobus defassa)* and another with relative low degree of encephalization *(Ourebia ourebi, Raphicerus campestris, Redunca arundinum, Rhynchotragus kirki).* Further studies should establish a measure of the size of the neocortex, and show whether differences in encephalization here are based on corresponding differences in the size of the neocortex, as seems to be suggested by casual observation of the brain sulci.

Literatur

Bauchot, R., et Stephan, H. (1961): Étude quantitative de quelques structures commissurales du cerveau des Insectivores. Mammalia **25**, 314—341.

Bonnier, G., und Tedin, O. (1959): Biologische Variationsanalyse. Parey, Hamburg und Berlin.

Count, Earl W. (1947): Brain and body weight in man: their antecedents in growth and evolution. A study in dynamic somatometry. Ann. New York Acad. Sciences **46**, 993—1122.

Dubois, E. (1898): Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße bei den Säugetieren. Arch. Anthrop. **25**, 1—28.

— (1898): Über die Abhängigkeit des Hirngewichtes von der Körpergröße beim Menschen. Arch. Anthrop. **25**, 423—441.

Ellerman, J. R., Morrison-Scott, T. C. S., and Hayman, R. W. (1953): Southern African mammals 1758 to 1951: a reclassification. Trustees British Museum, London.

Herre, W. (1956): Fragen und Ergebnisse der Domestikationsforschung nach Studien am Hirn. Verh. d. Dtsch. Zool. Ges. in Erlangen, 144—214.

KLATT, B. (1921): Studien zum Domestikationsproblem. Untersuchungen am Hirn. Bibliotheca Genetica **2**, 1—180.
LAPICQUE, L. (1898): Sur la relation du poids de l'encéphale au poids du corps. Compt. rend. soc. de Biol. **5**, Sér. 10, 62—63.
— (1907): Le poids encéphalique en fonction du poids corporel entre individus d'une même espèce. Bull. et mém. Soc. d'anthr. **8**, Sér. 5, 313—345.
OBOUSSIER, H. (1963): Die Pferdeantilope *(Hippotragus equinus cottoni* DOLLMAN und BURLACE 1928). Z. Morph. Ökol. Tiere **52**, 688—713.
— (1964): Über die individuelle Variation innerhalb einer Population des Springbockes *(Antidorcas marsupialis angolensis* BLAINE 1922) unter besonderer Berücksichtigung des Hirns und der Hypophyse. Mitt. Hamburg. Zool. Mus. Inst. Kosswig-Festschrift, 119—132.
— (1965): Zur Kenntnis der Schwarzfersenantilope (Impala) *Aepyceros melampus* unter besonderer Berücksichtigung des Großhirnfurchenbildes und der Hypophyse. Z. Morph. Ökol. Tiere **54**, 531—550.
— (1966): Das Großhirnfurchenbild als Merkmal der Evolution. Untersuchungen an Boviden II (Subfamilien Cephalophinae und Antilopinae nach SIMPSON, 1945). Mitt. Hamburg Zool. Mus. Inst. **63**, 159—182.
ROBERTS, A. (1951): The mammals of South Africa. Trustees of "The Mammals of South Africa" Book Fund, Johannesburg.
RÖHRS, M. (1959): Neue Ergebnisse und Probleme der Allometrieforschung. Z. w. Zool. **162**, 1—95.
— (1961): Allometrieforschung und biologische Formenanalyse. Z. Morph. Anthrop. **51**, 289 bis 321.
SCHUMACHER, U. (1963): Quantitative Untersuchungen an Gehirnen mitteleuropäischer Musteliden. J. Hirnf. **6**, 137—163.
SIMPSON, G. G. (1945): The principles of classification and a classification of Mammals. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **85**, 1—350.
SNELL, O. (1892): Die Abhängigkeit des Hirngewichtes von dem Körpergewicht und den geistigen Fähigkeiten. Arch. Psychiatr. **23**, 436—446.
STARCK, D. (1965): Die Neencephalisation (Die Evolution zum Menschenhirn). In Heberer: Fortschritte der Anthropogenie, Fischer, Stuttgart.
STEPHAN, H. (1956): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insectivoren-Gehirnen. I. Hirnform, palaeo-neocortikale Grenze und relative Zusammensetzung der Cortexoberfläche. Morph. Jb. **97**, 77—122.
— (1956): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. II. Oberflächenmessungen am Allocortex im Hinblick auf funktionelle und phylogenetische Probleme. Morph. Jb. **97**, 123—142.
— (1959): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. III. Hirn-Körpergewichtsbeziehungen. Morph. Jb. **99**, 853—880.
— (1961): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. V. Die quantitative Zusammensetzung der Oberfläche des Allocortex. Acta anat. **44**, 12—59.
STEPHAN, H., und BAUCHOT, R. (1965): Hirn-Körpergewichtsbeziehungen bei den Halbaffen (Prosimii). Acta zool. **46**, 209—231.
STEPHAN, H., und SPATZ, H. (1961): Vergleichend-anatomische Untersuchungen an Insektivorengehirnen. IV. Gehirne afrikanischer Insektivoren. Versuch einer Zuordnung von Hirnbau und Lebensweise. Morph. Jb. **103**, 108—174.
TYSZKA, H. von (1966): Das Großhirnfurchenbild als Merkmal der Evolution. Untersuchungen an Boviden I (Subfamilien Bovinae und Hippotraginae nach SIMPSON, 1945). Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. **63**, 121—158.
WEBER, E. (1956): Grundriß der biologischen Statistik für Naturwissenschaftler, Landwirte und Mediziner. Fischer, Jena.
WIRZ, K. (1950): Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren. Acta anat. **9**, 134—196.

Anschrift der Verfasser: Prof. Dr. H. OBOUSSIER und Dr. H. SCHLIEMANN, Zoologisches Staatsinstitut und Zoologisches Museum Hamburg, 2 Hamburg 13, Von-Melle-Park 10

Zur Verbreitung und Ökologie von *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) im Elbe/Saale-Flußgebiet

Von R. PIECHOCKI

Eingang des Ms. 5. 8. 1966

Einleitung

Nach den Gewölluntersuchungen von RICHTER (1965) fehlt die Brandmaus „offensichtlich dem im Regenschatten des Harzes liegenden Mitteldeutschen Trockengebiet, das weitgehend mit dem Schwarzerdevorkommen übereinstimmt und die Magdeburger Börde, das Gebiet Eisleben-Halle (mit Querfurter Platte) und das innere Thüringer Becken umfaßt". Diese auf RICHTERS Karte recht überzeugend wirkende Verbreitungslücke und die Aussagen: „Es ist zu vermuten, daß diese Gebiete auch in den vorangegangenen Jahrzehnten frei von *agrarius* waren" und „Eine Dauerbesiedlung scheint bisher nirgends erfolgt zu sein, ist aber besonders entlang der Flußläufe zu erwarten", entspricht nicht den tatsächlichen Verhältnissen. Bereits vor mehr als 100 Jahren schrieb BLASIUS (1857): „Gemeinschaftlich mit BALDAMUS habe ich zu Anfang Octobers an zwei Getreidedimmen bei Rajoch in der Elbe- und Saalniederung in wenigen Stunden weit über hundert Zwerg- und Brandmäuse, beide in fast gleichen Verhältnissen mit der Hand lebendig gefangen." Weitere Fundorte im Elbe/Saale-Flußgebiet aus früherer Zeit sind nach SCHULZE (1890) Magdeburg, Aschersleben, Halle und Rudolstadt. Schließlich sei noch TASCHENBERG (1909) zitiert, der erwähnt, daß die Brandmaus innerhalb der Stadtmauern (Königstraße) von Halle/S. zu fangen war und außerdem in der landwirtschaftlichen Versuchsstation bei Lauchstädt, sowie aus Merseburg bekannt ist. Diese Angaben und die folgenden Ausführungen zeigen, daß die Brandmaus *nach wie vor* im Elbe/Saale-Flußgebiet lebt, allerdings je nach den örtlichen Verhältnissen zuweilen sporadisch verbreitet und in starken Schwankungen unterworfenen Populationsdichten. Als Ursache kommen neben Verlusten durch Hochwasser auch zyklische Massenvermehrungen in Betracht, die nach OGNEW (1959) bei *Apodemus agrarius* aperiodische Migrationen auslösen.

Zur Ergänzung der speziell im letzten Jahrzehnt gesammelten eigenen Unterlagen dienten im Zoologischen Institut, Halle/S. angefertigte Staatsexamens- und Diplom-Arbeiten. Weitere Verbreitungsangaben sowie Zahlenmaterial stellten in dankenswerter Weise folgende Herren zur Verfügung: V. CREUTZBURG, Halle/S., D. HEIDECKE, Köthen, A. JOHN, Merseburg, K. KARLSTEDT, Bad Frankenhausen, W. KLEBB, Weißenfels, M. NICHT, Magdeburg, W. NASS und W. SCHULZ, Halle/S. sowie Ofm. WUTTKY und M. STUBBE, Gatersleben.

Zur Methodik

Vorliegende Arbeit basiert auf Verbreitungsnachweisen und Zahlenmaterial, das durch den Einsatz von Schlagfallen, ebenerdig eingegrabene Gläser, sogenannte Barberfallen, und durch die Untersuchung von Gewöllen sowie erlegter Greifvögel erlangt wurde. Dabei ergab sich, daß die von RICHTER angewandte Methode, nach Untersuchung von Eulengewöllen Schlüsse über die Verbreitung einer stenoeken Tierart – die Brandmaus rechnet zweifellos dazu – zu ziehen, bedenklich ist. Nach unseren Erfahrungen gestattet

Tabelle 1

Nachweise von *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771) im Elbe/Saale-Flußgebiet

Lfd. Nr.	Fundort, Biotop	Zeitraum	Zahl der Kleinsäuger insgesamt	Anteile von *A. agrarius* abs.	Anteile von *A. agrarius* %	Nachweis-Methode	Sammler
1	Gundorfer Scheune bei Schkeuditz	Dezember 1955	11	6	54,5	Fang mit der Hand	PIECHOCKI
2	Umgebung von Halle/S.	Februar bis Dezember 1958	410	35	8,5	Schlagfallen	KIRSCH
3	Schulpforte über Naumburg/S.	März 1959 bis April 1960	477	19	4,0	Schlagfallen	GOLM
4	Fasanerie bei Merseburg/S.	Juli 1960	62	6	9,7	Schlagfallen	JOHN
5	Dieskauer Teiche bei Halle/S.	August 1959 bis November 1961	46	26	56,5	Schlagfallen	PIECHOCKI
6	Bad Frankenhausen (Kyffh.)	August 1963	40	7	17,5	Schlagfallen	KARLSTEDT
7	Burgholz Elsteraue bei Halle/S.	Januar/Februar 1964	69	8	11,6	Schlagfallen	CREUTZBURG
8	Bad Frankenhausen (Kyffh.)	Juni 1965	9	3	33,3	Schlagfallen	PIECHOCKI u. UHLENHAUT
9	Saaleaue Leuna-Merseburg	Juli 1966	46	4	8,7	Schlagfallen	PIECHOCKI u. UHLENHAUT
10	Burgholz Elsteraue bei Halle/S.	April bis Dezember 1964	134	2	1,5	Barberfallen	MLETZKO
11	Burgholz Elsteraue bei Halle/S.	Juli bis Dezember 1965	100	8	8,0	Barberfallen	MLETZKO
12	Saaleaue Leuna-Merseburg	4 Winter, 1962 bis 1966	4674	28	0,6	Gewölle	CREUTZBURG
13	Elsteraue Profen bei Zeitz	Mai 1962 bis Februar 1965	2979	5	0,2	Gewölle	GOTTSCHLING

auch die Untersuchung größerer Mengen von Gewöllen keine verbindlichen Aussagen über das Vorhandensein oder Fehlen einer aus ökologischen Gründen sporadisch verbreiteten Tierart. Selbstverständlich sind Artnachweise aus Gewöllen nach wie vor nützlich. Allerdings muß sowohl bei qualitativer als auch bei quantitativer Auswertung der Ergebnisse stets berücksichtigt werden, daß die Eulen als nächtliche Flugjäger überwiegend in der Dunkelheit aktive, euryoeke Kleinsäuger erbeuten und weniger die auch tagsüber aktiven Tiere, z. B. Brandmäuse erlangen. Das gilt nicht nur für die meist in menschlichen Bauwerken lebende Schleiereule, *Tyto alba* (Scop.), sondern auch für die Waldohreule, *Asio otus* (L.). Da diese Art im Winter nicht selten in größeren Trupps meist an Waldrändern liegende Schlafplätze aufsucht, müssen die Individuen je nach dem Kleinsäugerbestand ihren Nahrungsbedarf auch in der weiteren Umgebung decken. Aus diesem Grunde kann und darf aus dem unter Schlafplätzen aufgesammelten Gewöllmaterial nicht unbedingt geschlossen werden, daß die nachgewiesenen Kleinsäuger aus dem gleichen Biotop stammen. Obwohl z. B. der Fang im Burgholz (vgl. Tab. 1, Nr. 7) einen relativ hohen Anteil von Brandmäusen ergab, erbrachten die gleichzeitig unweit davon aufgesammelten Waldohreulen-Gewölle unter 324 Kleinsäugern nicht einen Nachweis von *A. agrarius*. Wie selten Brandmäuse erbeutet werden, zeigt auch die Untersuchung von 201 verendet eingelieferten Greifvögeln aus dem Elbe/Saale-Flußgebiet. Diese Vögel hatten insgesamt 430 Kleinsäuger gekröpft, der Anteil an Brandmäusen betrug nur 2,1 % (siehe Tab. 2).

Sofern in ihrem Verbreitungs-

Tabelle 2

Brandmäuse als Beutetiere von Greifvögeln

Vogelart	Brand-mäuse	Fundort	Datum
Buteo buteo	3	Wallendorf, Kr. Merseburg	23. Jan. 1966
Buteo lagopus	2	Bad Dürrenberg	8. Febr. 1963
Asio otus	3	Zwintschöna b. Halle	3. März 1963
Asio otus	1	Schkeuditz	10. März 1963

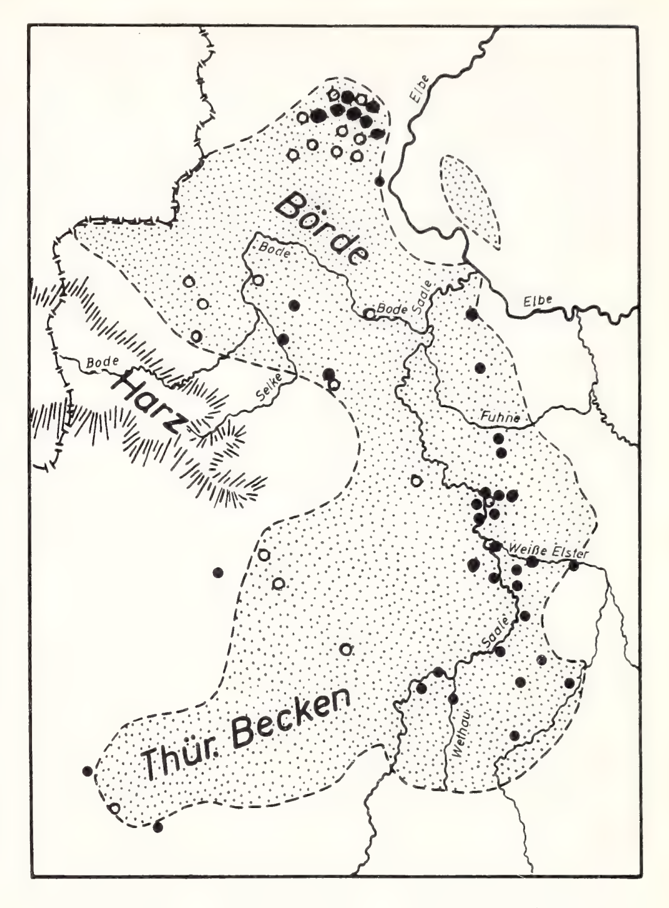
areal *Apodemus agrarius* als Beutetier fehlt, dürfte das bei geringen Bestandsdichten einfach daran liegen, daß die sich in ihren Primärbiotopen meist im Schutze einer Kraut- oder Strauchschicht aufhaltenden Artvertreter von den Greifvögeln nicht erreicht werden. Deshalb fallen auch die Anteile von Brandmäusen aus Gewöllen in der Regel wesentlich kleiner aus als bei direkten Fängen unter Pflanzenbeständen (vgl. Tab. 1, Nr. 9 und 12). In diesem Zusammenhang seien ZIMMERMANNS (1963) Ermittlungen erwähnt, daß aus der Beuteliste der Waldohreule weder die Artenzahl noch die relative Häufigkeit der Kleinsäugerfauna eines Gebietes abgelesen werden kann. Es lassen sich lediglich für die Feldmaus aus ihrer relativen Häufigkeit in den Gewöllen Aussagen über Schwankungen der Bestandsdichte machen. Bei jedem anderen Beutetier kann das Fehlen in den Gewöllen durch recht unterschiedliche Ursachen bedingt sein. Diese methodische Fehlerquelle erfordert, daß die Verbreitung von Kleinsäugern stets durch gefangene Exemplare belegt werden muß.

Verbreitung und Ökologie

Nicht nur die schon eingangs zitierten Angaben früherer Autoren, sondern auch unsere speziell im letzten Jahrzehnt durchgeführten Ermittlungen zeigen, daß die Brandmaus das aus der Abb. ersichtliche Untersuchungsgebiet ständig bewohnt. Die meisten Fundorte liegen im Bereich der Flußläufe. Die Nachweise aus dem südlichen Arealteil des Schwarzerdevorkommens stammen aus der Elsteraue bei Profen (Tab. 1, Nr. 13) und Wetterzeube über Zeitz, sowie aus der Umgebung von Naumburg an der Saale. Nach KLEBB (briefl. Mitt.) bevorzugt die Brandmaus in der Umgebung von Weißenfels die dort sehr häufigen immer mit Gebüsch, Feldhecken, Baumreihen oder Feldgehölzen bestandenen Bachtäler. Sie kommt demzufolge im westlichen Teil dieses Beobachtungsgebietes, das reichlicher mit Wald und Gebüsch bestanden ist, häufiger vor. Auf den drei großen baumfreien Flächen bei Weißenfels (nördlich zwischen Weißenfels und Großkayna, südlich zwischen Weißenfels und Teuchern und östlich bei Lützen) wurde die Art nur am Rande gefunden. Bei Abfangzählungen der Schädlingsbekämpfung ergab sich ein Verhältnis Brandmaus zu Feldmaus von 1:36. Nach S. MEISSNER (mdl. Mitt.) wurde auf einer eingeschneiten Halde bei Leuna am 3. März 1965 *A. agrarius* beobachtet. Gleich den dort vorhandenen Zwergmäusen lebten auch die Brandmäuse von den Samen der Diplotaxis- und Meldenbestände. Die bei Merseburg/S. gefangenen Brandmäuse (vgl. Tab. 1, Nr. 4) hielten sich wohl infolge des günstigen Nahrungsangebots in einem Maisfeld auf. Nach KLEMM (1962) klettert *A. agrarius* vom Boden aus zu den Maiskolben und nagt die reifenden Körner in typischer Weise aus.

Meine Ermittlungen in den Flußauen der weiteren Umgebung von Halle/S. begannen 1945. Seither wurde *Apodemus agrarius* alljährlich während der Fortpflanzungsperiode im Bereich fließender und stehender Gewässer angetroffen, sofern deren Ufer

reichlich Pflanzenwuchs aufwiesen. Die Häufigkeit wechselt besonders im Bereich fließender Gewässer sehr stark, weil die Kleinsäuger in derartigen Lebensräumen oft durch Überschwemmungen dezimiert werden (vgl. Tab. 1, Nr. 7, 10 und 11). Im Gegensatz dazu brachten die Fänge an den Rändern der hochwasserfreien Dieskauer Teiche stets eine etwa gleichbleibende Bestandsdichte. Unter diesen Bedingungen kann die Brandmaus sogar als überwiegende Art auftreten (vgl. Tab. 1, Nr. 5). In der nördlich von Halle gelegenen „Kultursteppe" wurde *A. agrarius* bisher im Park von Ostrau (1962), am Petersberg im Bergholz (1965) und in Köthen gefangen. Nach M. Nicht (briefl. Mitt.) bewohnt die Brandmaus auch jetzt noch die Umgebung von Magdeburg.



Zur Verbreitung der Brandmaus im Elbe/Saale-Flußgebiet. Schwarze Punkte = Nachweise von *Apodemus agrarius*, Kreise = Lokalitäten an denen nach Richter (1965) die Brandmaus nicht gefunden wurde, gepunktet = Areal des Schwarzerdevorkommens, außerhalb der gestrichelten Grenze liegt das bekannte Verbreitungsgebiet. Die auf der Karte im Norden der Börde eingezeichneten schwarzen Punkte stellen die von B. Weber ermittelten Fundorte dar.

Wie selten die Brandmaus zuweilen in bestimmten Gebieten auftritt, zeigen die Ermittlungen von Ofm. Wuttky in Hakel, Kr. Aschersleben. In den Horsten von Mäusebussard und Rotmilan wurden von 1957 bis 1964 als eingetragene Nahrung unter anderem 202 Mäuse festgestellt, darunter befand sich lediglich eine Brandmaus. Die unsererseits Ende September 1965 im gleichen Gebiet durchgeführten Fallenfänge erbrachten unter 53 Kleinsäugern keine Brandmaus.

Auffallend häufig dringt die Brandmaus dagegen im Winter in Schutz und Nahrung bietende menschliche Bauten ein. In Gatersleben, unweit des eben erwähnten Hakels, fing M. Stubbe Anfang 1955 drei Exemplare in einem Keller. In Köthen wurde eine Brandmaus in einer Backstube und in Niedermöllen bei Naumburg noch am 12. April 1956 in einem Bienenhaus gefangen. Wiederholte Funde in Hühnerställen oder Geflügelfarmen liegen aus Merseburg und Halle/Trotha vor. Da die schön gezeichneten Mäuse offensichtlich nicht gerade scheu sind, fallen sie immer wieder auf. Mehrere Beobachter stellten auch fest, daß Brandmäuse häufig von Katzen erbeutet, jedoch wie Spitzmäuse nicht gefressen werden. Bekanntlich überwintert *A. agrarius* auch gern in

Feldscheunen. In der Feldscheune Halle/Seeben lebte sie neben der stark überwiegenden Feldmaus noch mit der Wald- und Zwergmaus unter einem Dach. In der Gundorfer Scheune (vgl. Tab. 1, Nr. 1) ernährten sich Brandmäuse und Zwergmäuse in großer Zahl von dem eingelagerten Kanariengras, *Phalaris canariensis* L. Da aus den Scheinähren die Samen schon restlos ausgeplündert waren, hatte man nach der im Stroh herrschenden Unruhe den Eindruck, als ob sich die Mäuse untereinander nachstellten. Diese Annahme bestätigte sich, als wir an den gefangenen Tieren, besonders in den Schwanzregionen Bißwunden vorfanden.

Zusammenfassung

1. Es wurde nachgewiesen, daß die Untersuchung von Gewöllen keine realen Aussagen über die Verbreitung stenoeker Kleinsäuger gestattet.
2. *Apodemus agrarius* ist nach wie vor besonders in den Auen des Elbe/Saale-Flußgebiets in unterschiedlicher Dichte ständig anzutreffen.

Literatur

Blasius, I. H. (1857): Naturgeschichte der Säugethiere Deutschlands; Braunschweig.

Golm, H. (1960): Die Parasitenbesiedlung des Magen-Darmtraktes und der Leibeshöhle von Muriden und Soriciden der Umgebung Schulpfortes mit Cestoden und Nematoden. Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit, Zoologisches Institut Halle/S.

Gottschling, R. (1965): Beiträge zur Biologie der Waldohreule, *Asio otus* (L.), unter besonderer Berücksichtigung der Ernährung. Unveröffentlichte Staatsexamensarbeit, Zoologisches Institut Halle/S.

Kirsch, I. (1959): Untersuchungen über Ektoparasiten bei Muriden der Umgebung von Halle. Unveröffentlichte Diplomarbeit, Zoologisches Institut Halle/S.

Klemm, M. (1962): Fraßschäden an reifenden Maiskolben. Nachrichtenbl. Deutsch. Pflanzenschutzd. (Braunschweig) **14**, 29—30.

Mohr, E. (1954): Die freilebenden Nagetiere Deutschlands und der Nachbarländer. Jena.

Ognew, S. I. (1959): Säugetiere und ihre Welt. Berlin.

Richter, H. (1965): Zur Verbreitung der Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), im mittleren Europa. Z. Säugetierkunde, **30**, 181—185.

Schulze, E. (1890): Verzeichnis der Säugetiere von Sachsen, Anhalt, Braunschweig, Hannover und Thüringen. Z. f. Naturw. **63**, 104.

Taschenberg, O. (1909): Die Tierwelt. In Heimatkunde des Saalkreises einschließlich des Stadtkreises Halle und des Mansfelder Seekreises. Herausgegeben von Ule, Halle/S.

Zimmermann, K. (1963): Kleinsäuger in der Beute von Waldohreulen bei Berlin. Beitr. z. Vogelk. **9**, 59—68.

Anschrift des Verfassers: Dr. R. Piechocki, X 402 Halle/S., Domplatz 4, Zoologisches Institut

Die Brandmaus, *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771), in der Magdeburger Börde und in der Altmark

Von B. Weber

Eingang des Ms. 5. 8. 1966

Als Ergänzung zu vorstehendem Beitrag von R. Piechocki sollen nachfolgend von mir ermittelte Fundorte der Brandmaus in der Börde, in der sie nach Richter (Z. Säugetierk. 30, S. 181–185) fehlt, aufgeführt werden. Außerdem sind über die Verbreitung in der Altmark und in angrenzenden Gebieten einige Hinweise zu finden. – Es sei vorausgeschickt, daß die Brandmaus aus Gewöllen, die von 1951 bis heute in beträchtlichen Mengen im fraglichen Gebiet aufgesammelt wurden und für deren Auswertung ich den Herren R. März, H. Richter und O. Voigt zu danken habe, nicht nachgewiesen wer-

den konnte. Ihr Vorkommen wurde vielmehr in den letzten Jahren durch gefangene Exemplare belegt. Diese Tatsache unterstreicht die von PIECHOCKI (s. oben) gemachte Feststellung, daß die Untersuchung von Gewöllen keine realen Aussagen über die Verbreitung stenoeker Kleinsäuger gestattet.

Über die Populationsdichte der Brandmaus in der Börde und in der Altmark können heute noch keine verbindlichen Angaben gemacht werden. Mit Fallenfängen in größerem Umfang soll in dem nunmehr bekannten Verbreitungsareal jetzt begonnen werden, wobei besonders die südlichen Teile der Börde einen Schwerpunkt darstellen. Bisher handelte es sich meist um Gelegenheitsfänge im Winterhalbjahr in Wohnungen, Kellern, Ställen, Schuppen und an und in Dungstapeln oder Komposthaufen.

In der nördlichen Börde wurde *Apodemus agrarius* während der letzten Jahre im Kreis Haldensleben (Bez. Magdeburg) in den Gemeinden Groß Santersleben, Vahldorf, Wedringen, Hillersleben und Erxleben, und in dem südöstlich angrenzenden Kreis Wolmirstedt in Gutenswegen und Klein Ammensleben nachgewiesen. Um Magdeburg wurde die Brandmaus im Stadtteil Friedensweiler, östlich der Elbe, gefangen und mir zugeschickt. Weiter ist sie zwischen Magdeburg und Wolmirstedt in einer Laubenkolonie am „Barleber See“, einer durch Kiesentnahme entstandenen Wasserfläche, beobachtet worden. — Außerhalb der Börde, und zwar im Nordwesten des Kreises Haldensleben ist *agrarius* bei Bösdorf nachgewiesen, wo sie an den gebüschbestandenen Böschungen des Mittellandkanals lebt.

In der Altmark, für die RICHTER (1965) nur zwei Fundorte im Kreis Kalbe/Milde anführt, ist die Brandmaus noch in weiteren Gebieten vorhanden. Im Stadtgebiet von Gardelegen wurde sie gefangen, und aus der Gemeinde Hohentramm, im Norden des Kreises Klötze, erhielt ich zwei Belegstücke. Im Kreis Salzwedel ist sie stellenweise häufig (E. LOEH mündl.). Brandmäuse gelangten auch aus dem Kreis Osterburg in meine Hände, und zwar aus den Gemeinden Rathsleben und Hohenberg-Krusemark. Weitere Fundorte sind die Stadt Osterburg und Altenhof bei Krevese. In der Stadt Seehausen (Altm.) wurden Brandmäuse in einem Schuppen gefangen.

Bei meinen Bemühungen, Vorkommen und Verbreitung von *Apodemus agrarius* in Börde und Altmark zu ermitteln, kamen, ausgelöst durch wiederholte Pressenotizen, auch Belegstücke und Fundmeldungen aus anderen Gebieten. Als Ergänzung zu den Angaben von RICHTER und PIECHOCKI seien diese Fundorte noch angefügt. – Östlich der Altmark und der Elbe wurden Brandmäuse wiederholt in der Feldmark östlich der Stadt Havelberg während des ganzen Sommers 1962 gefangen (H. J. WARNSTEDT briefl.), und in Möckern (Kreis Burg, Bez. Magdeburg) sind Brandmäuse beim Kompostieren in einem Garten beobachtet und später im Keller gefangen worden. Für ausführliche Mitteilungen in dieser Sache bin ich meinem Kollegen, Museumsdirektor O. VOIGT in Dessau, zu Dank verpflichtet. Nach seiner Angabe kommt *agrarius* im Raum Dessau nahezu überall vor und ist stellenweise häufig. Insgesamt 76 Exemplare wurden am Rand eines Auwaldes, in Park, Friedhof und Gärtnerei, in Gras und Gebüsch auf Ödland, auf einer feuchten Wiese und ebenso an einem Forsthaus in lichtem Waldgebiet erbeutet. Als seine westlichsten Fundplätze gibt VOIGT Bias bei Zerbst und die Lödderitzer Forst an. Im Kreis Zerbst wurden Brandmäuse im Park von Wendgräben und in der Gemeinde Hohenlepte gesehen und gefangen.

Abschließend sei noch erwähnt, daß Beobachter mir gegenüber erklärten, daß die Brandmaus nicht scheu sei, von Katzen gefangen, aber nicht gefressen werde. In Menggetreide (Hafer/Roggen), das auf freiem Felde zur Ernte gelagert und im nächsten März gedroschen wurde, hielten sich zahlreiche Brand- und Feldmäuse auf. Einige Beobachter melden das Eindringen von Brandmäusen in ein Bienenhaus und in eine Vogelvoliere.

Anschrift des Verfassers: BRUNO WEBER, X 324 Haldensleben, Kreismuseum

Données sur la Biologie du petit Écureuil Rayé de Hainan *(Callosciurus swinhoei hainanus)* au Nord-Vietnam

Par Dao Van Tien

Laboratoire de Zoologie, Université de Hanoi

Eingang des Ms. 18. 9. 1965

Le petit écureuil rayé de Hainan est largement distribué sur tout le Nord-Vietnam et sur une grande partie de la Chine du Sud. Il est caractérisé par le dessus grisâtre ocré teinté de roussâtre sur la partie postérieure du dos, avec les deux raies latérales pâles externes plus claires et plus défines que les deux internes, le dessous blanchâtre légèrement lavé de jaunâtre sur la poitrine. C'est l'un des plus petits écureuils connus au Vietnam et en Chine (Longueur du corps 112—129 mm, longueur de la queue 90—130 mm, longueur du pied 26—30 mm, longueur de l'oreille 12—14 mm).

On a très peu de renseignements sur sa biologie. G. M. Allen (1940) puis Stroganova (1957) furent les premiers à donner quelques notes sommaires sur son écologie en Chine. En 1963, ayant l'occasion de participer à une expédition zoo-parasitologique dans la province de Lai-châu (N. O. Vietnam), j'ai pû rassembler certaines données sur l'écologie et l'éthologie de l'animal, lesquelles reproduites ci-dessous, pourraient jeter quelque lumière sur sa biologie encore si obscure.

Habitat: Cet écureuil est commun dans les forèts des différentes régions du Nord-Vietnam. On en trouve sur presque tous les arbres fruitiers *(Dracontomelum duperreanum, Ficus sp., Eleagnus latifolia, Castanopsis indica, Pasamia sp., Quercus sp.,* Canarium sp. . . .). Partout, l'animal parait aimer la lisière de la forêt à côté du ruisseau ou de la rivière. Ouoique principalement arboricole il court assez souvent sur le sol pour passer d'un arbre à l'autre. Swinhoe (1870) et moi-même ont été témoin de ce phénomène.

Refuge: D'après les renseignements fournis par les chasseurs de Lai-châu, le petit écureuil rayé nicherait dans un trou d'arbre et préférerait les troncs d'arbre déjà morts. Stroganova (1957), de son côté, a noté que l'animal construit un nid à la racine des arbres.

Alimentation: L'animal est principalement frugivore. L'analyse du contenu gastrique d'un animal pris en Avril à Muong-chà (Lai-châu) a montré les restes de fruits *(Castanopsis indica, Quercus sp., Canarium sp. . . .)* et de jeunes bourgeons. Un autre animal pris à Huu-lung (Lang-son) en Juillet montre les restes de fruits de *Sida rhombifolia, Dracontomelum duperreanum.* Certains insectes entrent, en outre, dans son alimentation. Un animal pris à Lai-châu a mangé jusqu'à 0,555 gr de coléoptères et 0,040 gr de larves d'insectes.

Reproduction: Au Nord-Vietnam, comme en Chine du Sud, la saison reproductrice de l'écureuil apparemment dure du printemps à l'automne. Pope (in Allen, 1940) obtenait en Avril à Foukien (S. Chine), 3 jeunes petits encore au nid. Au Yunnan (S. Chine), Stroganova (1957) a émis que l'animal est en activité reproductrice en Avril-Mai. Personnellement, à Nâm-ma (Lai-châu), en Avril, j'ai plusieurs fois observé des animaux en chaleur se poursuivant par paires sur des arbres, et deux femelles prises les 20 et 21 Avril 1963 à Muong-chà (Lai-châu) présentent respectivement 3 et 2 jeunes foetus. D'autre part, une femelle prise le 4 Juillet 1962 à Huu-lung (Lang-son) con-

tient 5 embryons et un mâle capturé au même mois a les testicules turgescentes (longueur II et 13 mm).

Locomotion: Le petit écureuil de Hainan se meut très rapidement, sa coloration sombre le fait confondre avec le gris de l'écorce des arbres de sorte qu'il se révele uniquement par ses mouvements. En courant, l'animal a la tête haute, la queue relevée et tendue. La course est entrecoupée de petits arrêts et alternée de nombreux sauts d'une branche à l'âutre et la distance du saut peut atteindre 1 m. Arrêté dans la course par un bruit insolite, l'animal a le corps ramassé et la queue hérissée en battement précipité. Non seulement, il peut courir facilement sur un tronc d'arbre dans les deux sens suivant un trajectoire spiralé mais encore, je l'ai vu plus d'une fois, parcourir rapidement le côté inférieur d'une grosse branche latérale. Parfois, il se tient très immobile sur le tronc d'arbre à en devenir presque imperceptible sur l'écorce.

Activité: Déjà, Allen (1940) a noté qu'au Hainan, l'animal est vu toute la journée, mais parait particulièrment actif au bon matin et au crépuscule. A Lai-châu, en Avril, j'ai vu que l'ecureuil sort déjà pour la nourriture à 6 heures du matin, bien avant l'apparition des premières lueurs du jour, et son activité cesse d'ordianire à 9 heures quand la chaleur se fait sentir. A l'après-midi, il est vu seulement en temps couvert, et très rarement en temps de soleil. Au crépuscule, il réapparait, très actif, de 18 heures jusqu'a la tombée de la muit.

Vie sociale: Pope (in Allen, 1940) à noté qu'à Hainan le petit écureuil semble vivre solitaire ou en paire. Allen (1940) ajoute qu'il n'a jamais vu plus de deux ensemble à moins qu'il y a cinq ou six mangeant sur l'arbre. Par contre, au mois d'Avril, j'ai pu voir plusieurs dizaines sur un même arbre, et à cette époque, le «pairing» me parait très commun.

Partout, il vit en commensalisme avec *Callosciurus erythraeus* et *C. pygerythrus.*

Comportement: Dans son activité, l'animal ne parait pas réagir à la pluie. En Août 1962, dans une forêt de *Castanopsis indica* à Chapa (N. Vietnam), vers 10 heures du matin, j'ai vu un animal en activité normale sur un tronc d'arbre mort, malgré une pluie assez dense. En autre, c'est un animal poltron et facilement alarmé, s'évadant très rapidement quand il est dérangé. Je l'ai vu en fuite rapide devant l'attaque d'un petit passereau de la taille du *Diceum.*

Importance économique: D'accord avec la note de Stroganova (1957) sur l'écureuil du Yunnan, je trouve que l'écureuil dans les régions du N. O. Vietnam nuit beaucoup aux arbres fuitiers. Probablement dans les régions élevées de l'Extrême Nord, il nuit aussi au *Fagopyrum esculentum* près de la lisière des forêts. Particulierement dans quelques localités du Nord-Ouest, il est dit nuisible encore au mafs.

Summary

The author presents some biological data on the striped squirrel of Hainan *(Callosciurus swinhoei hainanus)* in the North-Vietnam.

It inhabits the secondary forest, is chiefly frugivorous, and breeds from the spring to the autumme with a litter from 2 to 4 youngs. Its behaviour is early and crepuscular. It ist an injurious animal to fruit-trees in the forest.

References

Allen, G. M. (1940): The mammals of China and Mongolia. New York.

Stroganova, A. S. (1957): K fayne Sciuridae iujnoi tchasti provincii Yunnan (Kitai), Zool. J., **36**, 1761—1769, 5 fig. (On the Sciuridae-Fauna in the southern part of Yunnanprovince [China]).

Swinhoe, R. (1870): On the mammals of Hainan, Proc. Zool. Soc. London: 224.

Anschrift des Verfassers: Prof. Dao Van Tien, Laboratoire de Zoologie, Université de Hanoi

Abweichendes Molaren-Schmelzschlingenmuster am M_1 bei einer Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.)

Von Hans Reichstein

Aus dem Institut für Haustierkunde der Christian-Albrechts-Universität Kiel
Direktor: Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre

Eingang des Ms. 16. 8. 1966

Von allen strukturellen Bildungen am Schädel von Wühlmäusen (Microtinae) kommt den Schmelzschlingen-Mustern der Backenzähne für die Taxonomie besondere Bedeutung zu. So gründet sich z. B. die generische Trennung von *Pitymys* und *Microtus* auf durchgehend vorhandenen Unterschieden am 1. Unterkiefermolar, die artliche Trennung der Nordischen Wühlmaus von allen anderen *Microtus*-Arten auf Besonderheiten des gleichen Zahnes, die alternative Sonderung des Artenpaares *Microtus arvalis* / *M. agrestis* auf dem Kauflächenbild („*agrestis*-Zacke") des M^2. Neben diese Gebißbesonderheiten, die der Gattungs- und Artcharakterisierung dienen, tritt eine ganze Reihe weitere körperliche Merkmale von entsprechender Bedeutung. Und so kann sich eine Artbestimmung in der Regel auf der Grundlage von Merkmalskomplexen vollziehen. Ausgenommen davon ist lediglich die pleistozäne Kleinsäugerforschung; ihr stehen für Determinationen ausschließlich Zähne und Gebißreste zur Verfügung. Aber auch die Gewöllforschung hat sich ihrer vornehmlich zu bedienen. Und so sind gerade hier wegen oft erheblicher, mitunter die Artgrenze sprengender intraspezifischer Variabilität von Zahnmerkmalen Fehlinterpretationen von vornherein nicht immer auszuschließen (Rörig u. Börner 1905, Reichstein und Reise 1965). Um so mehr kommt allen Bemühungen Bedeutung zu, das Ausmaß des auch an der Zahnstruktur sich abzeichnenden innerartlichen Formenwandels bei rezenten Vertretern der Wühlmäuse zu erfassen.

Abb. 1. „Normales" Kauflächenbild des M_1

Bei Durchsicht umfangreicher Gewöllserien aus Schleswig-Holstein wurde eine Erdmaus entdeckt (Naturschutzgebiet Geltinger Birk, leg. Reise), deren 1. Unterkiefermolar (rechts u. links) ein vom „normalen" Typus (Abb. 1) abweichendes Schmelzschlingenmuster aufwies: Anstelle der üblicherweise in Fünfzahl vorhandenen „geschlossenen Dreiecke"[1] (3 innen, 2 außen) haben beide Zähne nur deren drei (2 innen, 1 außen, Abb. 2 u. 3a). Wie aus

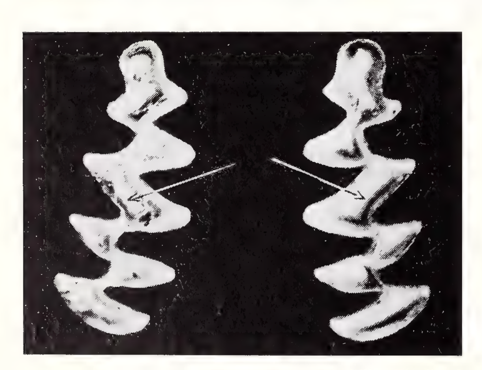


Abb. 2. M_1 von *M. agrestis* (Geltinger Birk, Schleswig-Holstein) mit nur 3 geschlossenen Schmelzdreiecken (Pfeil — rhombisches Feld)

[1] Es handelt sich hierbei um die ± dreieckigen, alternativ angeordneten Dentinfelder im mittleren Zahnbereich, die durch den besonderen Verlauf der sie umgebenden Schmelzleisten zustande kommen.

Abb. 2 ersichtlich ist, laufen die Schmelzleisten im Bereich des Zahnfeldes 3 (Terminologie nach RÖRIG u. BÖRNER) in der Mitte nicht in der üblichen Weise zusammen, und so unterbleibt zwangsläufig die Ausbildung des ersten äußeren und des zweiten inneren Schmelzdreiecks. An ihrer Stelle haben wir dann ein von innen nach außen durch-

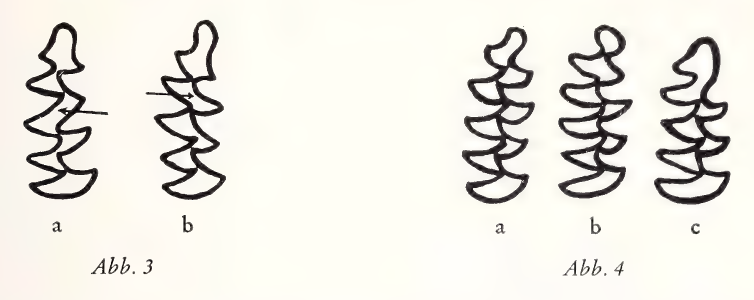


Abb. 3. a. Derselbe Zahn wie in Abb. 2. — *b.* M_1 von *Pitymys* (zum Vergleich) — *Abb. 4.* Variabilität des M_1 von *M. agrestis* (Tundra Station, Archangelsk, USSR, n. OGNEW, 1950) — *a.* relativ seltene Form (6 geschlossene Dreiecke) — *b.* relativ seltene Form (5 geschlossene Dreiecke und „maskii"-Typ) — *c.* sehr selten (4 geschlossene Dreiecke).

gehend verlaufendes rhombisches Dentinfeld, ein Kauflächenmuster, wie es auch für die Gattung *Pitymys* kennzeichnend ist, mit dem Unterschied allerdings, daß bei der kleinäugigen Wühlmaus dieses Feld als aus einer Verschmelzung des 1. inneren mit dem 1. äußeren Dentindreiecks hervorgegangen zu denken ist (Abb. 3b).

Die hier vorgelegte neue Schmelzschlingen-Variante des M_1 bei *M. agrestis* unterscheidet sich insofern von den bisher für Erdmäuse mitgeteilten (Abb. 4, n. OGNEW 1950), als die Abweichung im mittleren Zahnbereich auftritt. Die Regel sind Veränderungen am vorderen Pol, am sogenannten Kopfteil, der sich bei allen Microtinen als besonders variabel erweist. Das wird deutlich aus den Darstellungen der Abb. 4. Neben einer vereinfachten Form mit nur 4 geschlossenen Schmelzdreiecken (4c) treten gelegentlich sog. *„maskii"*-Typen auf (mit abgeschnürtem Kopfteil, 4b), außerdem auch Individuen mit 6 geschlossenen Dreiecken am M_1 (4a).

Abschließend sei noch ein aberrantes Schmelzschlingen-Muster vorgelegt, fast eine Anomalie schon, die mir freundlicherweise Prof. STEIN (Zoolog. Museum Berlin) zur Verfügung stellte (Abb. 5).

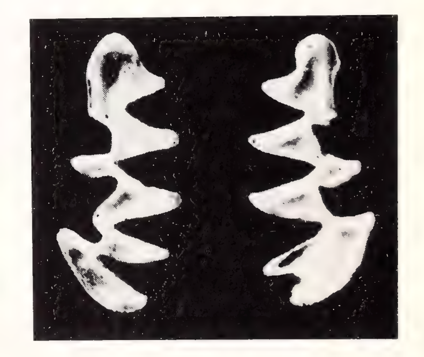


Abb. 5. Aberrante Form eines Schlingenmusters von *M. agrestis* (Zool. Mus. Berlin, Nr. 93250, leg. G. HEINRICH, Bildhausen, Kr. Bad Kissingen)

Literatur

OGNEW, S. I. (1950): Säugetiere der USSR und der angrenzenden Länder, Bd. VIII. Moskau-Leningrad.

REICHSTEIN, H., u. REISE, D. (1965): Zur Variabilität des Molaren-Schmelzschlingenmusters der Erdmaus, *Microtus agrestis* (L.). Z. Säugetierkunde. **30**, 36—47.

RÖRIG, G., u. BÖRNER, C. (1905): Studien über das Gebiß mitteleuropäischer recenter Mäuse. Arb. a. d. Biol. Reichsanst. Land- u. Forstwirtschaft **5**, 36—89.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. REICHSTEIN, Institut f. Haustierkunde, Neue Universität, Kiel

Ludwig Zukowsky †

Eine letzte Erinnerung an Prof. Dr. h. c. LUDWIG ZUKOWSKY, Direktor i. R. des Zoologischen Gartens Leipzig, sind seine Abschiedsworte nach einem heiteren Abend im Kreis junger Tiergärtnerkollegen in seinem Heim am Leipziger Poetenweg: „Kinder, kommt bald wieder und vergeßt mich nicht". Die Dankbarkeit, mit der LUDWIG ZUKOWSKY, bereits schwer erkrankt, jeden Besucher empfing, um die Verbindung mit seiner Berufssphäre aufrechtzuerhalten und — stets zum Nutzen des Gastes — ausgiebig „fachsimpeln", aber auch ausgiebig scherzen und lachen zu können, ist für ihn ebenso bezeichnend gewesen wie sein Drang, sich wissenschaftlich mitzuteilen, wie die Sorge um die Drucklegung seiner letzten vollendeten Arbeit, der großen *Diceros*-Monographie („Die Systematik der Gattung *Diceros* Gray, 1821." D. Zool. Garten [NF] 30, 1—178; 1964/65), deren Erscheinen er noch bewußt und freudig erleben konnte. LUDWIG ZUKOWSKY starb im 77. Lebensjahr am 17. VII. 1965 in Leipzig nach nur wenigen Jahren fruchtbarer, besonders wissenschaftlicher Tätigkeit als Direktor des ehrwürdigen und weltbekannten Leipziger Zoos, als Nachfolger und Traditionswahrer so bekannter Direktoren wie PINKERT, GEBBING und KARL MAX SCHNEIDER und nach kurzer Ruhestandszeit, die buchstäblich bis zur letzten Stunde mit säugetierkundlichen Studien ausgefüllt war. Der Lebensweg ZUKOWSKYS, dem in seiner Jugend der plötzliche Tod des Vaters den Weg zum Studium der Naturwissenschaften abschnitt und ihn zwang, zunächst im väterlichen Geschäft als Wagenlackierer zu arbeiten, ist prototypisch für den eines „Selfmademan" im besten und anspruchsvollsten Sinn des Wortes. Mit einer durch keinerlei widrige Umstände zu schmälernden Begeisterung für die Tierwelt, besonders die Säugetiere, und einem in der Rückschau immer wieder bewundernswerten Fleiß erarbeitete er sich selbst seinen späteren beruflichen Werdegang „nebenbei" am Berliner Museum für Naturkunde bei den Professoren MATSCHIE, REICHENOW, BAUER und MOEBIUS. Hier, in der Mithilfe bei der Bearbeitung von Expeditionsausbeuten und der Ordnung der großen Schädelsammlungen besonders der Huftierabteilung, schulte ZUKOWSKY — jetzt wissenschaftlicher Hilfsarbeiter in der Säugetiersammlung — eine seiner erstaunlichsten Eigenschaften: den „morphologischen Blick", um den ihn später jeder beneidete, der die fast traumhafte Sicherheit erleben konnte, mit der er Herkunft und geographische Rasse eines Buschbocks oder einer Elenantilope anzugeben wußte, die ihm im Gehege eines Zoos vorgestellt wurden. Bei seinem ersten Besuch im



Tierpark Berlin bestimmte er die Unterart eines Sambarhirsches, noch ehe wir ihm den Herkunftsort mitteilten — beides stimmte überein. Dazu reichte freilich die zunächst reine museale Tätigkeit nicht aus. Zur vollen Entwicklung kam seine großartige Formenkenntnis erst während seiner anschließenden Arbeit bei HAGENBECK in Hamburg-Stellingen (ab 1913), die zwar durch Krieg und Gefangenschaft unterbrochen wurde, ihm aber im Dienst dieses Welthandelshauses (er war Inspektor, Werbechef, Schriftleiter von „Hagenbecks Illustrierter Tier- und Menschenwelt", Bibliothekar und wissenschaftlicher Berater der Firmeninhaber, mit denen ihn jahrzehntelange Freundschaft verband) die Möglichkeit gab, die heute fast sagenhaft anmutende Fülle von Großtierimporten aus Übersee zu sichten, zu beurteilen und zu determinieren — für den Säugetierkundler eine wohl einmalige und nie wiederkehrende Chance. Neben der wissenschaftlichen Bearbeitung dieses Materials mit zahlreichen Neubeschreibungen afrikanischer und asiatischer Säugetierformen, vor allem aus der Ordnung der Paarhufer, stand eine ausgedehnte populärwissenschaftliche Tätigkeit in Presse und Rundfunk, die er noch in seinen letzten Lebensjahren in Leipzig pflegte. Auch eine Reihe von Tierbüchern und farbigen Reiseschilderungen, vor allem für die naturbegeisterte Jugend, stammt aus seiner Feder. Als die Firma HAGENBECK 1931 ihre wissenschaftliche Abteilung auflöste, wirkte ZUKOWSKY als freier Schriftsteller, um dann 1935 einem Ruf Direktors PRIEMELS als wissenschaftlicher Inspektor an den Zoologischen Garten Frankfurt-Main zu folgen. 1949 wurde er mit dem Wiederaufbau des zerstörten Zoologischen Gartens Münster betraut, auch aus dieser Zeit liegen wertvolle Veröffentlichungen in der tiergärtnerischen Fachliteratur von ihm vor. Dabei hat er selbst auch in späteren Jahren immer wieder, oft mit dem ihm eigenen Humor, betont, welche verständnisvolle Unterstützung er sowohl bei den praktischen Anforderungen seines Berufes als auch in seiner wissenschaftlichen Produktion durch seine Gattin HILDE erfahren hat. Am 1. April 1957 trat LUDWIG ZUKOWSKY die Nachfolge Prof. Dr. K. M. SCHNEIDERS im Direktorat des Zoologischen Gartens Leipzig an. Eine letzte fruchtbare Schaffensperiode für die Säugetierkunde begann, und neben beachtenswerten systematischen Arbeiten z. B. über Rassen von *Panthera pardus* entstanden auch noch viele Mitteilungen aus der langen tiergärtnerischen Praxis seines stets dem Tier verschriebenen Lebens. Erst am Abend dieses Lebens wurde das aus der Tiergärtnerei und der Säugetierkunde nicht mehr wegzudenkende Werk LUDWIG ZUKOWSKYS auch äußerlich gewürdigt (bereits früher waren ihm eine neubeschriebene Elefantenform und eine Steinbock-Unterart aus der Namib gewidmet worden): Am Tage der Vollendung seines 70. Lebensjahres wurde ihm der Dr. rer. nat. h. c. der Karl-Marx-Universität Leipzig verliehen, später noch der Professorentitel. Nicht nur seine im wahrsten Sinn des Wortes umfassende Artenkenntnis war bewunderswert, auch seine intime Vertrautheit mit der Geographie der Heimatgebiete der Zootiere, besonders der afrikanischen. Die Etoschapfanne und das Kaokoveld waren ihm so vertraut wie die Reviere im Zoologischen Garten. Brauchte man kurzfristig eine Liste der Säugetierfauna etwa eines bestimmten Gebietes Westafrikas, konnte man gewiß sein, erschöpfend Auskunft zu erhalten. Es ist nur folgerichtig und beweist gleichzeitig die enge Verbundenheit ZUKOWSKYS mit dem „Nachwuchs", daß zu seinen letzten Arbeiten in Leipzig ein Lehrbrief über Tiergeographie für die Facharbeiterausbildung der Zootierpfleger gehörte. Die mammalogischen Arbeiten ZUKOWSKYS sind so zahlreich und über so viele der verschiedenartigsten Publikationsorgane verstreut, daß eine umfassende Bibliographie zur Zeit nicht möglich ist. Dabei war er durchaus kritisch auch gegen sich selbst, erkannte begründete und richtige Gegenargumente an und verwies auch eigene Neubeschreibungen in die Synonymie, wenn spätere Erkenntnisse dies notwendig machten.

LUDWIG ZUKOWSKY — von den älteren Kollegen mit Herzlichkeit, von den jüngeren respektvoll „Koffy" genannt — hatte viele Freunde, die in ihm einen gütigen, kenntnisreichen und stets hilfsbereiten Menschen verloren haben. H.-G. PETZOLD, Berlin

SCHRIFTENSCHAU

Myotis: **Mitteilungsblatt für Fledermauskundler.** I–III, 1963–65, 63 pp. Herausgeber: Zoologisches Forschungsinstitut und Museum A. Koenig Bonn, Koblenzer Str. 150 bis 164) (Fledermaus-Beringungszentrale für die Deutsche Bundesrepublik und Österreich).

In den letzten 2 Jahrzehnten hat die Fledermausforschung in vielen Teilen der Welt einen starken Auftrieb erfahren. Damit ist es dem einzelnen Forscher heute kaum noch möglich, sich schnell einen Überblick über die Neuerscheinungen zu verschaffen. Es überrascht daher nicht, daß der Wunsch nach Zusammenarbeit und Gedankenaustausch in Form von Informationsblättern immer deutlicher wird. In den letzten Jahren sind nun — unabhängig voneinander — drei, in ihrer Zielsetzung einander entsprechende Zusammenschlüsse von Fledermauskundlern erfolgt:

1. „Bat Research News" (vormals „Bat Banding News") für Nordamerika (seit 1960); Herausgeber: Wayne H. Davis, Zoology Dept. University of Kentucky, Lexington, Kentucky/USA.
2. „Australian Bat Research News" für Australien (seit 1964); Herausgeber: Elery Hamilton-Smith, c/o C.S.I.R.O., Division of Wildlife Research, P. O. Box 109, Canberra City, A. C. T.
3. Myotis: Mitteilungsblatt für Fledermauskundler — vorzugsweise des mitteleuropäischen Raumes — (seit 1963). Eine Ausweitung auf den gesamten europäischen Raum wird erwogen.

„Myotis" erscheint einmal jährlich und bringt einen Überblick über allgemein interessierende Beobachtungen und Mitteilungen aus dem Arbeitsgebiet. In den vorliegenden 3 Heften werden u. a. folgende Themenkreise behandelt:

1. Bestandsdichte in Winterquartieren, Winterverluste, Bestandsentwicklung in Wochenstubenquartieren. — Besondere Aufmerksamkeit wird dem in seinen Ursachen noch ungeklärten Rückgang der Kleinen Hufeisennase *(Rhinolophus hipposideros)* im nördlichen Teil Mitteleuropas gewidmet.
2. Fledermausschutz. Für die allgemein zu beobachtende Abnahme der Chiropteren in Deutschland haben moderne Bauweise, Intensivierung der Insektenbekämpfung in Land- und Forstwirtschaft, Spritzung der Dachstühle mit Holzschutzmitteln, Renovierung alter Bauten (insbesondere Kirchen) und Beseitigung unterirdischer Stollengänge entscheidend beigetragen. Andererseits hat sich gezeigt, daß trotz völliger Unterschutzstellung aller einheimischen Fledermausarten noch immer Vernichtungsaktionen vorkommen, teils aus Unkenntnis, teils aber auch unter grober Mißachtung bestehender Gesetze. So sind z. B. im August 1964 im Polizeipräsidium der Stadt Aachen Fledermäuse in größerer Anzahl vergast worden. Eine bessere Aufklärung der Bevölkerung über den Schutz der heimischen Tierwelt wäre dringend erforderlich.
3. Literatur. Ein alphabetisch geordnetes Literaturverzeichnis bringt alle, die europäischen Fledermäuse und deren Parasiten betreffende Arbeiten der letzten Jahre, einschließlich des Erscheinungsortes. Diese Zusammenstellung wird laufend ergänzt. — Myotis III enthält darüber hinaus Referate wichtiger Ringfundberichte aus der UdSSR.

Von Einzelabhandlungen sei hier besonders ein Bestimmungsschlüssel nach äußeren Merkmalen für die mitteleuropäischen Fledermäuse aus der Feder von P. Bühler und C. König erwähnt (III, 1965). Ferner wird auf ein internationales Symposium für Fledermausforschung hingewiesen, das im Juni 1967 in Südböhmen/Tschechoslowakei stattfinden soll (Nähere Auskunft erteilt Dr. Hanak, Wirbeltierabteilung des Instituts für systematische Zoologie der Karls-Universität Prag, Vinicna 7). Für die nächsten Jahre ist eine gemeinsame Erarbeitung von genauen Fledermaus-Verbreitungskarten, zunächst des mitteleuropäischen Raumes, geplant. Es wäre wünschenswert, wenn sich alle europäischen Fledermauskundler an dieser Gemeinschaftsarbeit beteiligten.

H. Roer, Bonn

Ziswiler, V.: **Bedrohte und ausgerottete Tiere.** Verständliche Wissenschaft Bd. 86, Springer Verlag Berlin-Heidelberg, 1965, 134 S., 74 Abb. 10,– DM.

Es gibt zu diesem Thema eine recht umfangreiche Literatur. Die Arbeit von Ziswiler hat jedoch die Gelegenheit wahrgenommen, in den 5 Kapiteln: Die direkte Ausrottung; Die indirekte Ausrottung; Lokale Ausrottung; Ausrottungsbiologie; Aufgaben und Wege des Naturschutzes, alle Gesichtspunkte und Probleme, die es auf diesem Gebiet gibt, kurz, aber doch übersichtlich zu behandeln. Besonders wichtig ist der Absatz „Ausrottungsbiologie". Eine so vollständige Zusammenfassung gab es meines Wissens bisher noch nicht. Als Hand- und Lehrbuch bei Kursen über Wildlife Management scheint mir dies Büchlein unübertreffbar zu sein. Natürlich enthält es auch einige Schönheitsfehler. Auf S. 19 wird behauptet, daß der Orang-Utan auf Borneo beschränkt sei und auf S. 45, daß die Myxomatose den gesamten Wildkaninchenbestand in Frankreich und Westdeutschland ausgerottet habe.

Das Büchlein schließt mit einer Liste ausgerotteter und von Ausrottung bedrohter Tierarten. Wer jemals versucht hat, solche Listen aufzustellen, der weiß, daß sie nie vollständig sein können. so fällt z. B. auf, daß der ausgerottete Gänsevogel *Rhodonessa carryophyllacea* fehlt. Daß beim Kaukasuswisent als Datum des Verschwindens 1830 steht statt 1930, ist nur ein Druckfehler. Dergleichen Kleinigkeiten sind in einer Neuauflage, die das ausgezeichnete Büchlein sicher zu erhalten verdient, leicht zu berücksichtigen. Bei einer zweiten Auflage würden wir gern die Bewirtschaftungs-Methoden der Binnenfischerei, die jetzt mit nur 4 Zeilen abgetan wurde, etwas ausführlicher berücksichtigt sehen. Die Binnenfischerei kommt hier wirklich nicht zu ihrem Recht, die Hochseefischerei noch viel weniger. Ein Glückwunsch dem Verfasser zu dieser trefflichen Arbeit, die gut und deutlich illustriert ist. A. C. V. van Bemmel, Rotterdam

Dorst, Jean: **Avant que Nature meure.** Collection les Beautés de la Nature. Delachaux & Niestlé, Neuchatel (Schweiz), 1965. 424 S., 128 Photos, Textfigs.

Die Säugetierkunde muß sich in besonderer Weise mit Problemen des Naturschutzes auseinandersetzen. Alle Erwägungen und Anregungen, die zu Erfolgen führen sollen, setzen eine umfassende Kenntnis der Sachverhalte und der Verknüpfung der Probleme mit den Bereichen des menschlichen Seins voraus.

Es ist daher Jean Dorst zu danken, daß er eine höchst vielseitige Darstellung des Naturschutzes gibt, welche auch die Interessen des Menschen nicht außer acht läßt. Die von Menschen durch Axt und Feuer herbeigeführten Erosionen werden ebenso analysiert wie die Folgen von Pesticiden, Industrialisierung und mutwilliger Vernichtung. Vorstellungen über eine sinnvolle Nutzung der Natur werden entwickelt. Das Werk ist flüssig geschrieben, es liest sich spannend und gibt wichtiges Handwerkszeug zur Förderung des Naturschutzes. W. Herre, Kiel

Penrose, L. S.: **Einführung in die Humangenetik.** VIII + 121 S., 32 Abb., Springer-Verlag Berlin – Heidelberg – New York (Heidelberger Taschenbücher Bd. 4) 1965, kart. 8,80 DM.

In klarer knapper Formulierung werden die grundlegenden Beobachtungen zur Genetik des Menschen, wie Stammbaumaufzeichnungen, das Prinzip der Mendel-Spaltung angewandt auf den Menschen, bis zum Chromosomenproblem geschildert. Es folgt eine Erörterung der Wirkung einzelner Gene, welche für den Menschen erforscht wurden. Die Klarlegung der Zusammenhänge zwischen Genen und Populationen sowie der Koppelungserscheinungen und der Wechselwirkung zwischen Genen und Umwelt schließt sich an. Damit sind die Voraussetzungen erfüllt, um die Fragen der Eugenik einleuchtend zu diskutieren. In einem Anhang werden so interessante Dinge wie die Variabilität im Chromosomensatz des Menschen und ihre Folgen, Genetik und Krebsforschung, Problematik der Bluteiweißstoffe und mathematische Betrachtungsweisen dargestellt. Insgesamt ein sehr empfehlenswertes Büchlein. W. Herre, Kiel

FISCHER, WOLFGANG: **Das Jahr mit den Gibbons.** A. Ziemsen Verlag, Wittenberg 1965. 39 Texts. mit Abb., 107 Aufn. v. GERHARD BUDICH u. d. Verfasser, einem Geleitwort von Prof. Dr. H. DATHE und einer Schlußbemerkung von G. BUDICH. 9,60 DM.

Als Berliner Tierparkbuch Nr. 7 erscheint dies ansprechende Buch des erfahrenen Tierinspektors von Friedrichsfelde. Erfreulich lesbar geschrieben, enthält es eine Anzahl Erfahrungen, besonders in der Wohnung und im Tiergarten, aber auch in freier Wildbahn mit dem Schopfgibbon *(Hylobates concolor)*, einer Gibbonart, über die bisher noch wenig bekannt ist. Daß jetzt auch für interessierte Tierfreunde ein Buch über Gibbons erscheint, ist freudig zu begrüßen. Fachzoologen finden darin eine ganze Anzahl sehr brauchbarer Daten. Die Photos geben vortreffliche Bewegungsstudien und einen deutlichen Eindruck von *H. concolor*, der sonst selten abgebildet wurde.

Es ist sehr schade, daß in der Einleitung die Einteilung nach STEINBACHER in Knaurs Affenbuch benutzt ist statt derjenigen, die von DANDELOT (Science et Nature, 1960) von den Hylobatidae gegeben wurde. Dadurch ist der Irrtum, daß *Hylobates lar* nicht auf Sumatra vorkomme, aufs neue abgedruckt und sogar noch durch eine Verbreitungskarte unterstrichen. Dabei ist es ja gerade so bemerkenswert, daß Sumatra der einzige Fleck auf der Welt ist, wo man drei Gibbonarten nebeneinander findet, was allerdings mit dem Inhalt des Buches nichts zu tun hat.

A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam

KLEEMANN, GEORG: **Die peinlichen Verwandten.** Kosmos Bibliothek Nr. 249. Stuttgart 1966. 85 S., Taf., Abb. 3,80 DM.

Der Verfasser hat aus den wichtigsten Werken, die in der letzten Zeit über Menschenaffen erschienen sind, eine knappe allgemeinverständliche Übersicht gegeben. Er hat diese Aufgabe mit großem journalistischem Geschick gelöst, wennschon er das Hauptgewicht häufig anders legt, als ein Eingeweihter erwarten würde. Auf jeden Fall erhält ein weiter Leserkreis hier Antwort auf Fragen in bezug auf Vergleiche zwischen menschlicher und tierischer Intelligenz. Fachbiologen werden nichts Neues finden. Auch die Abbildungen sind nicht original.

A. C. V. VAN BEMMEL, Rotterdam

VAGTBORG, HAROLD: **The Baboon in Medical Research.** Proceedings of the First International Symposium on the Baboon and Its Use as an Experimental Animal. Southwest Foundation for Research and Education, San Antonio University of Texas Press, Austin, 1965. 643 S.

Paviane müssen und können in steigendem Maße bei der Ausbildung der Mediziner zum Wohle der Menschheit herangezogen werden. Um solche Verwendung zu steuern und ergiebig zu machen, fand 1963 ein Internationales Symposion statt, dessen Berichte für die Säugetierkunde höchst beachtlich sind. Über Taxonomie, Lebensraum, Sozialordnung und Ökologie in Freiheit und Gefangenschaft wurde ebenso diskutiert wie über Morphologie und Funktion von Zähnen, Schädel, Gehirn, Pankreas, Herz oder Urogenitalapparat. Problemen der Physiologie, Biochemie, Pathologie und der experimentellen Medizin dienten weiteren Aussprachen. So entstand ein sehr bemerkenswertes Buch, welches zur Mehrung des Wissens um Paviane in übersichtlicher Weise beiträgt.

W. HERRE, Kiel

TRIEPEL, HERMANN: **Die anatomischen Namen, ihre Ableitung und Aussprache.** Verlag J. F. Bergmann, München 1965. 27. Auflage, neubearbeitet und ergänzt nach den neuen anatomischen Namen (Pariser N. A.) von R. HERRLINGER. 99 S., Steif geheftet 9,80 DM.

Wenn eine Schrift wie dieses handliche kleine Heft in 27. Auflage erscheinen kann, bedarf es schwerlich noch einer besonderen Empfehlung. Die anatomischen Namen werden in alphabetischer Reihenfolge gegeben und erläutert; häufig sind Literatur-Hinweise gegeben. Der 19 Seiten starke Anhang über die „Paten" nach ihnen benannter Organe und Bildungen gibt ganz kurzgefaßte Lebensdaten über rund 300 Forscher.

ERNA MOHR, Hamburg

Leeds, Anthony, and Vayda, Andrew P. (Edit.): **Man, Culture and Animals.** Publication No. 78 of the American Association for the Advancement of Science, Washington D. C., 1965.

Nur wenige Monate nach dem Symposion für Domestikation und Frühgeschichte 1961 in Kiel, dessen Beiträge in der Zeitschrift für Tierzüchtung und Züchtungsbiologie Bd. 76, H. 1 (1961) u. 2/3 u. Bd. 77, H. 1 u. 2 (1962) veröffentlicht wurden, fand in Denver ein Symposion mit dem Thema „Mensch, Kultur und Tier" statt, dessen Beiträge jetzt vorgelegt werden. Es zeigt sich, daß sich diese beiden Symposien in höchst bemerkenswerter Weise ergänzen. In Kiel standen die zoologischen Probleme im Vordergrund, in Denver wurde die soziologisch-anthropologische Seite behandelt. Es kam dort in erster Linie darauf an, die Zusammenhänge zwischen biologischen Gegebenheiten und soziologischen Erscheinungen deutlich werden zu lassen. Eine Fülle auch für den Säugetierforscher wichtigen Materials wurde vorgelegt. So kann Meggitt zeigen, daß die gelegentliche Kooperation von Uraustraliern und dem Dingo bei der Jagd und die gelegentliche Aufzucht von Dingojungtieren nicht zur Domestikation führte. Hickerson macht anschaulich, daß Pufferzonen zwischen Indianerstämmen in Nordamerika für die Erhaltung der Bestände des Virginiahirsches Bedeutung hatten. Leeds lehrt die Zusammenhänge zwischen Weidebedingungen und Herdengröße der Rentiere bei den Chukchi kennen und Sweed veranschaulicht, wie die Kamelzucht das Vordringen in sonst dem Menschen unwirtliche Gebiete ermöglicht. Mit überkommenen Auffassungen räumen zwei weitere Arbeiten auf. Deshler kann deutlich machen, daß die großen Rinderherden bestimmter Eingeborenenstämme Afrikas nicht durch Prestigedenken ihre Größe gewinnen, sondern „that large herds are necessary to produce even modest amounts of milk, meat, and blood", und über die „nutzlosen heiligen Kühe" sagt Harris: „The Indian cattle is thoroughly circumscribed by the material conditions under which both man and biest must earn their livings". Als während des Krieges die indischen Rinder in stärkerem Maße geschlachtet wurden, mußte dies 1944 teilweise verboten werden, weil die Wirtschaft des Landes in Unordnung kam. Es fehlten Ochsen als Zugtiere, Dung als Feuerungsmittel usw. Interessantes berichten Downs und Ekvall über die Bedeutung der Haustiere in Tibet sowie Murra über die Herden und Hirten im Inkastaat. Höchst bemerkenswert ist der Beitrag von Strickon, weil in ihm die Entwicklung und Bedeutung der Viehzucht in Argentinien, den Vereinigten Staaten und Australien vor biologisch-ökologischem, soziologischem sowie wirtschaftlichem Hintergrund dargestellt wird.

W. Herre, Kiel

Schlieper, Carl: **Praktikum der Zoophysiologie.** 3. neubearb. u. erw. Aufl., Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1965 XII + 318 S., 210 Abb., 33,— DM.

Allgemein ist heute anerkannt, daß Gestalt und Funktion miteinander in enger Wechselwirkung stehen, daß auch Merkmale der Funktionen stammesgeschichtlichem Wandel unterworfen waren. Daher ist die Physiologie als ein unentbehrliches Glied zoologischer Forschung anzusehen. Das von Schlieper verfaßte Praktikum hat wesentlich beigetragen, die physiologischen Grundtatsachen anschaulich und einsichtig zu machen; es liegt jetzt in 3. Auflage neubearbeitet vor. Für die Stoffwechselvorgänge, die Bewegungs- und Nervenphysiologie, die Physiologie der Sinnesorgane, die Elektrophysiologie und jene des Farbwechsels hat Schlieper jeweils die Grundprobleme klar vorangestellt und anschließend Versuchsanordnungen geschildert.

P. Möhres hat einige Probleme der Verhaltenspsychologie zugefügt. Das Buch wird sich weiter im Universitäts-Unterricht bewähren und für Schulversuche als nützlich erweisen.

W. Herre, Kiel

Schmidt-Nielsen, Knut: **Physiologie der Tiere.** Kosmos-Studienbücher. Franckhsche Verlagshandlung Stuttgart, 1965. 130 S., 37 Abb., 12,80 DM.

Die Fragen nach den Lebensfunktionen haben ein hohes allgemeines Interesse. Sie sind zur Beurteilung von Tieren bedeutungsvoll. Das Büchlein von Schmidt-Nielsen, einem vielfältig ausgewiesenen Physiologen, bringt einen klaren, knappen Überblick über die Grundprobleme und ihren derzeitigen Forschungsstand. Bei den Erörterungen stehen die Säugetiere im Vordergrund. Im Kapitel Nahrung und Energie wird besonders die Bedeutung der Symbionten

im Verdauungsprozeß anschaulich. Bei der Erörterung des Sauerstoffverbrauches wird der Zusammenhang zwischen Stoffwechselumfang und Körpergröße nicht vergessen. Bei der Besprechung des Wasserhaushaltes ist die Darstellung seiner Regulation unter extremen Bedingungen höchst anregend. Die Physiologie der Bewegung, der Sinnesorgane und jener Einrichtungen, welche die Ganzheit des Körpers bewirken, sind nicht minder flüssig besprochen. Ein sehr empfehlenswertes Büchlein. W. Herre, Kiel

Spannhof, L.: **Zellen und Gewebe der Tiere.** Wissenschaftliche Taschenbücher, Band 26, Akademie Verlag, Berlin 1965. 130 S., 16 Taf., 89 Abb. 8,— DM.

Wenn Bau und Funktion von Zellen und Gewebe der Tiere — unter dem Titel verbirgt sich im wesentlichen eine normale Zellen- und Gewebelehre der höheren Wirbeltiere, aber keineswegs eine vergleichende Histologie — auf rund 130 Seiten in Taschenbuchformat geschildert werden, wird eine erhebliche Beschränkung bei der Auswahl des Stoffes wie auch in der Ausführlichkeit der Darstellung notwendig. Diesen Tatsachen fiel beispielsweise eine genauere Schilderung des Zellkerns insbesondere aber des Chromosomenbaues zum Opfer. Auch die Nucleinsäuren, ihre Bedeutung für den Zellstoffwechsel wie auch für die Weitergabe von Erbeigenschaften sollten nicht ganz unerwähnt bleiben. Die Bewertung der einzelnen Kapitel ausgedrückt durch deren Länge scheint zumindest diskutierbar. So stehen beispielsweise für die Schilderung des Zellkernes nur insgesamt knapp 2, für die Zellteilung dagegen etwas mehr als 8 Seiten zur Verfügung.

Trotz dieser Mängel ist ein recht brauchbares Buch entstanden, das zwar nicht die großen neueren Lehrbücher ersetzen kann, aber geeignet ist, den interessierten Anfänger an die Histo- und Cytologie heranzuführen. Zahlreiche Strichzeichnungen sind in den Text eingegliedert, während ein kleiner Atlas von zum Teil sehr ansprechenden schwarz-weißen Mikrophotos dem Textteil angehängt ist. Rolf Schneider, Frankfurt am Main

Fortschritte der Zoologie. Band 17. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1966. 427 S., 87 Abb. 120,— DM.

Der Band wird eingeleitet durch einen glänzend geschriebenen Beitrag von H. Komnick und K. E. Wohlfarth (Bonn) über die Fortschritte der Morphologie des Cytoplasmas (S. 1—154) seit 1950. Hier wird deutlich, daß die Forschungen im submikroskopischen Bereich zu der Erkenntnis geführt haben, daß die im Organismenreich anzutreffenden vielgestaltigen Zelltypen im Grunde nur von wenigen Elementen aufgebaut werden und lediglich ihre Anteile je nach Aufgabe der Zelle wechseln. Morphologie und Funktion des Zellplasmas sind somit auf das engste miteinander verknüpft, was auch in dem modernen Begriff „Molekulare Biologie" seinen Niederschlag gefunden hat. E.-A. Löbbecke (Mainz) berichtet über Veröffentlichungen auf dem Gebiet der Mutationsgenetik (S. 155—188) aus den Jahren 1956—1963. Das Hauptgewicht wird auf die Schilderung der neuen Fragestellungen gelegt, welche durch die vermehrte Anwendung von Isotopen Probleme der zulässigen Strahlenbelastung, der Strahlenwirkung auf lebende Gewebe und ihre genetischen Folgen aufkommen ließen. Die molekulare Biologie führte auch zu neuen Einsichten über den Aufbau der Chromosomen und gleichzeitig über die des Mutationsvorganges. F. J. Gouin (Straßburg) beschäftigt sich in seinem dritten Beitrag über die Fortschritte der Morphologie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Myriapoden und Insekten mit dem zentralen, peripheren und visceralen Nervensystem sowie mit den von Nervenzellen abgeleiteten neurocrinen Systemen dieser Tiergruppen (S. 189—237). Der in französischer Sprache geschriebene Artikel von R. Legendre (Montpellier) behandelt die seit 1952 erschienenen Veröffentlichungen über die Embryologie, Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Webespinnen (S. 238—271). Für das Gebiet der Physiologie wird zuerst von H. Ch. Lüttgau (Bern) die Elektrophysiologie der Nerven und Muskeln (S. 272—312) behandelt, wobei Arbeiten aus den Jahren 1962—1965 berücksichtigt worden sind. Eine erste zusammenfassende Darstellung über die Entwicklungsphysiologie der Fische (S. 313—340) in deutscher Sprache legt W. Luther (Darmstadt) vor. Unter Berücksichtigung der schon früher erarbeiteten Befunde werden vor allem die seit 1950 gewonnenen Ergebnisse behandelt. Die das Feld der Entwicklungsphysiologie von Amphibienkeimen beherrschenden biochemischen Methoden und ihre Ergebnisse werden in dem Beitrag von H. Tiedemann (Wilhelmshaven) über „Stoffwechselkontrolle, macromolekulare Synthese und Differenzierung in Amphibienembryonen" (S. 341—388) übersichtlich dargestellt. Im letzten Beitrag behandelt J. Schwoerbel

(Falkau) die Ökologie der Süßwassertiere stehender Gewässer (S. 389—427) und schließt damit an das Referat von H. LOEFFLER in Bd. 12 der „Fortschritte“ an. Auch hier liegt der Akzent auf der Darstellung zeitgemäßer Probleme, etwa der Planktonforschung, der Nahrungsketten bei Süßwasserorganismen u. a. Für eine zuverlässige Orientierung über Problemlage und Stand der Forschung auf Randgebieten ist auch das Studium dieses Bandes der „Fortschritte“ für den Säugetierbiologen ein unschätzbarer Gewinn. K. BECKER, Berlin-Dahlem

EHRET, RAINER: **Tierknochenfunde aus der Stadt auf dem Magdalensberg bei Klagenfurt in Kärnten.** II. Carnivora, Lagomorpha, Rodentia und Equiden. Kärntner Museumsschriften XXXIV, 1964, 10 Taf. mit Abb., 62 S.

Bei Ausgrabungen vor- und frühgeschichtlicher Siedlungen werden mitunter größere Mengen von Knochenfragmenten wildlebender Säugetiere freigelegt, deren Analyse für eine ganze Reihe säugetierkundlicher Problemstellungen von Bedeutung ist (frühere Verbreitung der Arten, Wandlungen im strukturellen und Größenbereich u. a.). Das Material vorliegender Arbeit stammt aus der Zeit zwischen dem 1. vor- bis 1. nachchristlichen Jahrhundert aus einer römischen Siedlung. Reste folgender Arten wurden aufgefunden: Haushund (18), Rotfuchs (3), Braunbär (10), Edelmarder (1), Hermelin (1), Katze (4), Hase (22), Biber (1), Schermaus (1) und Hauspferd (8). Die Werte in den Klammern geben die Mindestindividuenzahl an. Bemerkenswert ist der hohe Hasenanteil, aber auch der Braunbär scheint damals noch häufiges Jagdwild gewesen zu sein. Die Biberfunde überraschen nicht, sein vor- und frühgeschichtliches Auftreten in ganz Europa ist mehrfach belegt. Fraglich ist die Datierung einer Schermaus. Mit solchen Schwierigkeiten hat man bei unterirdisch lebenden Formen natürlich immer zu rechnen. Eine umfangreiche metrische Analyse wird an den gut erhaltenen Hundeskeletteilen vorgenommen. Die Mehrzahl der Knochen läßt auf einen Hundetyp schließen, der etwa rezenten mittelgroßen Jagdhunden gleicht. Daneben treten aber auch zierliche Zwerghunde, hochbeinige, feingliedrige Tiere und schäferhundgroße auf. Eine erhebliche Größenvariabilität lassen auch die Pferdeknochen erkennen. Bei den Hasen handelt es sich um vergleichsweise große Formen (Vergleich mit mitteleurop. rezentem Material). Schneehasen waren mit Sicherheit nicht nachzuweisen. Die Katzen werden in der Mehrzahl Wildkatzen zugeordnet. Die gründlich durchgeführte Arbeit hat einen kleinen Schönheitsfehler: die nomenklatorische Kennzeichnung der Arten bzw. ihrer domestizierten Formen sollte dem gegenwärtigen Kenntnisstande angepaßt sein.

H. REICHSTEIN, Kiel

LUHMANN, F.: **Tierknochenfunde aus der Stadt auf dem Magdalensberg bei Klagenfurt in Kärnten.** III. Die Schweineknochen. Kärntner Museumsschriften XXXIX, 1965, 58 S., 7 Bildtafeln.

An Hand umfangreichen Knochenmaterials (ca. 16 000 Fundstücke), das in der Nähe von Klagenfurt bei Grabungen an einer römerzeitlichen Siedlung (1. Vor- bis 1. Nachchristliches Jahrhundert) freigelegt wurde, werden Größe und Variabilität von Haus- und Wildschweinen untersucht. Der Wildschweinanteil im Fundgut macht nur einen ganz geringen Prozentsatz aus. Die Hausschweine gehören einem kleinen, primitiven und spätreifen Typ an. Bei 22,9 % der Unterkiefer fehlt der M_1. Stellungsveränderungen der Backenzahnreihe werden als typisches Domestikationsmerkmal aufgefaßt. Die subfossilen Wildschweine erweisen sich als besonders groß. Als Ursache der festgestellten Osteopathien werden Traumata genannt.

H. REICHSTEIN, Kiel

Sitzungsberichte der Gesellschaft Naturforschender Freunde zu Berlin (N. F.), Bd. 2, Heft 3 (1962), S. 109—168. Herausgegeben von KONRAD HERTER. Verlag W. de Gruyter & Co., Berlin. Je vollständiger Bd. (3 Hefte) 30,— DM.

Im Anschluß an eine frühere Besprechung dieser Zeitschrift (Zf. Säugetierkunde 28, S. 383, 1963) sei hier die Aufmerksamkeit auf Heft 3 gerichtet. Für den säugetierkundlich Interessierten sei auf zwei nützliche Beiträge hingewiesen: A. KEIL & W. BÜTTNER — Untersuchungen an Zähnen des Pottwales *(Physeter macrocephalus* L.) sowie H. GLATZEL — Über die Morphologie und Histologie des Giraffenauges. P. J. H. VAN BREE, Amsterdam

BEKANNTMACHUNGEN

Ansprache bei der Eröffnung der 40. Hauptversammlung in Amsterdam am 4. Oktober 1966 von Prof. Dr. Dr. h. c. Wolf Herre

Wieder ist es mir Pflicht und Ehre zugleich, im Namen der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde Sie alle auf das herzlichste willkommen zu heißen. Eine besondere Freude ist es mir, hohe Gäste begrüßen zu können, welche uns durch ihr Erscheinen kundtun, daß sie unserem Mühen um eine internationale Diskussion über Fragen eines Fachgebietes der Zoologie Interesse entgegen bringen und ein solches Streben für förderungswürdig halten. Mein besonderer Gruß und Dank für das Erscheinen gilt Herrn Dr. P. J. KOETS, Stadtrat (Wethouder) der Gemeinde Amsterdam als Vertreter des Gemeindevorstandes von Amsterdam, Herrn Prof. Dr. H. O. HUISMANN, Prorektor der Universität von Amsterdam, Herrn Prof. Dr. A. PUNT, Dekan der Fakultät der Naturwissenschaften, Herrn Drs. W. F. WESTERMANN, Vorsitzender der Königl. Zool. Gesellschaft „Natura Artis Magistra" und Herrn Konsul I. Klasse Dr. L. SIEFKER.

Bei aller Genugtuung über die stattliche Zahl der Versammelten, möchte ich nicht vergessen, daß noch eine beträchtliche Zahl unserer Mitglieder und Freunde den Wunsch hatte, an der Arbeit dieser Tage zur Bereicherung ihres eigenen Wissens zum Wohle der Allgemeinheit teilzunehmen. Leider wurde ihnen die Teilnahme verwehrt. Wir fühlen uns allen diesen Kollegen eng verbunden, wie ich ausdrücklich hervorheben möchte, ohne einen einzelnen zu nennen.

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde begeht ihre 40. Jahresversammlung. Zum ersten Male tagt die Gesellschaft in den Niederlanden, obgleich seit der Gründung der Gesellschaft die Zusammenarbeit mit den Gelehrten dieses Landes sehr eng war. Die deutschsprachigen Säugetierforscher verehren noch heute in einem Professor aus Amsterdam, nämlich in MAX WEBER, einen ihrer großen Lehrmeister. Er gehörte zu den Gründungsmitgliedern unserer Gesellschaft. Sein Werk „Die Säugetiere" gehört noch immer zu den Standardwerken unseres Faches. Mit der Säugetierkunde ist die vergleichende Anatomie der Wirbeltiere eng verknüpft. Auch auf diesem Gebiet haben niederländische Gelehrte hervorragende Arbeit geleistet. Das Vier-Männer-Buch von IHLE, VAN KAMPEN, NIERSTRASS, VERSLUYS — auch ein sehr altes Mitglied unserer Gesellschaft — war meiner Generation ein verläßlicher, unentbehrlicher und stets anregender Berater. Die Zahl solcher Beispiele, welche die engen geistigen Verknüpfungen, die starken Ausstrahlungen bezeugen, die von den Niederlanden gerade für unser Fachgebiet ausgingen und sich bis heute fortsetzten, läßt sich mit Leichtigkeit mehren; aus Zeitgründen muß ich mich hier begrenzen. Aber ich mußte diese Zusammenhänge aufzeigen, um anzudeuten, wie glücklich unsere Gesellschaft war, als sie die Einladung der Herren Kollegen ENGEL, JACOBI und SLIJPER erhielt, die diesjährige Tagung in Amsterdam abzuhalten. Es ist mir ein inneres Bedürfnis, auch am Beginn dieser Tagung den Einladern den aufrichtigen Dank der Gesellschaft zu sagen: Für die Einladung und für die vielen Mühen, welche sie mit der Vorbereitung auf sich nahmen. Schon die Tagungsmappe mit den ausführlichen Schilderungen über die Landschaftsgebiete, die wir bei den Exkursionen durchfahren, und die Einrichtungen, welche wir dabei besuchen, legt davon lebhaft Zeugnis ab. Die Mitarbeiter, die die Lasten tragen halfen, schließe ich in diesen Dank ein; ebenso unseren dritten Vorsitzenden, Herrn VAN BEMMEL, welcher die Wege hierher ebnen half.

Die Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde wurde 1926 in Berlin gegründet, sie besteht also 40 Jahre. Dies ist kein Grund zu besonderer Feier, denn objektiv betrachtet ist es keine lange Zeit. Eine bemerkenswerte Zahl von Gründungsmitgliedern weilt noch unter uns. Wir danken allen diesen Persönlichkeiten für die Initiative, welche zur Gründung unserer Gesellschaft führte, auch heute aufrichtig. Ich kann nicht alle Namen nennen, sondern möchte als pars pro toto nur einen herausgreifen und ihm öffentlich danken: Unserem verehrten Ehrenmitglied HERMANN POHLE, weil er zu den treibenden Kräften bei der Gründung zählte und weil er jahrzehntelang keine Mühe schonte und Kräfte aufbot, um der Gesellschaft zu dienen.

40 Jahre sind keine Epoche; subjektiv gesehen stellen jedoch 40 Jahre in unserer schnellebigen Zeit, in welcher politische Ereignisse der Menschheit gewaltige Umwälzungen brachten und laufend bringen, in einer Zeit, in welcher durch vielfältige Kräfte bewährte wissenschaftliche Verbindungen unterbrochen und menschliche Freundschaften erschwert werden, für eine wissenschaftliche Vereinigung einen bemerkenswerten Zeitraum dar. Woraus gewinnen solche Gesellschaften die Kraft zum Bestand? Die Geschicke unserer Gesellschaft scheinen mir in solcher Sicht aufschlußreich. Die Gründung erfolgte in Berlin, als Name wurde Deutsche Gesellschaft für Säugetierkunde gewählt. Der Wirkungsbereich blieb aber nicht Berlin, auch nicht Deutschland, auch nicht der deutsche Sprachbereich, sondern schon in den ersten Jahren ihres Bestehens griff die Gesellschaft darüber hinaus. Sie wurde in zunehmendem Maße eine internationale Vereinigung. Sie mußte international werden, weil die Wissenschaft eine der großen Schöpfungen menschlichen Geistes ist, die vor politischen oder sprachlichen Grenzen nicht halt macht, die sich ihrem Wesen nach nicht begrenzen darf. Das gilt allgemein. Bei einem engeren Fachgebiet wie dem unseren, mit einer kleineren Zahl von Spezialisten wird ein internationaler Gedankenaustausch besonders dringend, wenn das wissenschaftliche Anliegen vorankommen und der Menschheit Fortschritt bringen soll. Dies zeigt nicht nur die Tatsache, daß wir in Amsterdam tagen, sondern stellt auch der Teilnehmerkreis dieser Tagung unter Beweis: aus 13 Staaten sind Säugetierforscher erschienen.

Die Säugetierkunde ist ein Spezialbereich der Zoologie. Damit wird die Frage aufgeworfen, ob es nicht gewinnbringender ist, die Erörterungen über Säugetiere in allgemein-zoologische Gesellschaften einzubeziehen und auf diese zu begrenzen, weil einer umfassenderen Betrachtung des Lebendigen eine größere Bedeutung zukommt. Ich bekenne mich stets und nachdrücklich als ein Vertreter der allgemeinen Zoologie, aber ich bin ebenso von der Einsicht durchdrungen, daß allgemein bedeutsame Erkenntnisse nur aus einer Fülle sauberer, tiefschürfender Einzelstudien erwachsen. Wir benötigen also, um Aufgaben innerhalb der allgemeinen Zoologie erfüllen zu können, vielfältige Spezialisten. Diese Spezialisten müssen untereinander scharfe und dadurch klärende Diskussionen führen, nicht nur, um ihre Anschauungen und Befunddeutungen zu festigen, sondern auch um das Allgemeine nicht aus dem Sinn zu verlieren. Hier liegt eine der wichtigsten Aufgaben unserer Gesellschaft und eine ihrer Kraftquellen.

Der Säugetierkunde kommt im Rahmen der Zoologie eine besondere Stellung zu. Ganz allgemein hat die Wissenschaft die Aufgabe zu erfüllen, die Frage nach der Stellung des Menschen im Universum zu klären. Jene Lebewesen, welche dem Menschen in der Organisation ihres Körpers am stärksten ähneln, sind die Säugetiere; der Mensch wird ihnen zugeordnet. Daher muß die Fülle ihrer Gestalten und Lebenserscheinungen den menschlichen Geist in besonderer Weise bewegen und fesseln. Die Erdgeschichte gestattet vielseitige Aussagen für die Evolution der Säugetiere und lehrt, daß sich ihre Stammesgeschichte in einem recht kurzen Zeitabschnitt vollzog. Zu einer der jüngsten Erscheinungen in der Reihe der Säuger gehört der Mensch. Der Mensch wird vielfältig erforscht durch die Fächer der Medizinischen Fakultäten. Die Säugetierkunde stellt eine der Brücken zwischen den Naturwissenschaften und den Medizinischen Fakultäten dar.

Zoologisch bemerkenswert ist: Während ihrer stammesgeschichtlichen Entwicklung haben Säugetiere die Erde vielfältig erobert und andere, ältere Tierformen verdrängt. Jetzt ist festzustellen, daß diese allgemeine Entwicklung eine besondere Richtung gewinnt: der Mensch Homo sapiens macht sich dank der ihn kennzeichnenden Gehirnentwicklung die Kräfte der Erde zunutze und er ändert ihr Bild. Dabei schließt er die Tierwelt nicht aus, auch Säugetiere werden betroffen. Das mußte den Homo sapiens auf den Plan rufen. Jetzt denkt die Menschheit über die Ursachen und Folgen ihres Tuns nach und gibt sich Rechenschaft über ihren Einfluß auf die Umwelt.

Der Mensch benötigte Nahrung. Säugetiere stellen eine wichtige Beute dar. Sie hatten und haben als Jagdtiere Bedeutung. Entscheidender war jedoch, daß der Mensch vor allem aus ihrem Kreis Haustiere gewann, welche jene Nahrungssicherheit schaffen halfen, die für eine Entwicklung von Zivilisationen und Kulturen Voraussetzung ist. Aus Jagdnotwendigkeit wurde oft Jagdbesessenheit, und der Wunsch oder der Zwang, freie Flächen für Ackerbau und Viehzucht zu sichern, um wachsenden Bevölkerungen ausreichend Nahrung oder Raum zu geben, wurde immer stärker. Beides trug dazu bei, daß vielen Säugetieren freier Wildbahn nicht nur der Lebensraum eingeengt, daß ihr Bestand gemindert wurde, einige fielen sogar einer Ausrottung zum Opfer. Anderen hingegen wurden so günstige Bedingungen geschaffen, daß sie eine Massenvermehrung zeigten, die dem Menschen Schaden zufügte. Dies zwang zum Nachdenken. Schließlich erkannte der Mensch die biologischen Verknüpfungen, er spürte die Folgen von Störungen des biologischen Gleichgewichtes, und es regte sich in ihm auch das Bewußtsein einer Verantwortung gegenüber der Vielfalt des Lebens. Der Mensch gelangte zu der Einsicht, daß viele Säugetierarten auch zum Verständnis seiner selbst beitragen können, weil sie von der Evolution der Säugetiere eindeutig Zeugnis ablegen. So erwuchs in geordneten Staatsgefügen, welche um das Wohlergehen der einzelnen besorgt waren, im Bewußtsein der geistigen Überlegenheit des Menschen, der Gedanke des Naturschutzes. Seine geschichtlichen Anfänge lassen sich in verschiedenen Erdteilen weit zurückverfolgen. Ich möchte nur daran erinnern, daß es auch im Staate der Inka Naturschutzbestimmungen gab und daß bereits in der ersten Gesetzgebung heutiger südamerikanischer Staaten durch Bolivar Bestimmungen zum Schutze von Tieren zu finden sind. Unsere Gesellschaft verfolgt alle Dinge, welche in der Welt zur Förderung von Säugetieren und der Ordnung ihrer Beziehungen zu den Interessen der Menschheit dienen, mit lebhafter Anteilnahme, und er gibt ihnen ideellen Beistand.

Wir wissen, daß in Südamerika, einem Gebiet alter, verpflichtender Traditionen auf dem Gebiete des Naturschutzes, für viele höchst bemerkenswerte Tierarten noch vieles zu tun ist. In Australien ist heute, allerdings nach der Ausrottung interessanter Formen, ein Schutz der Tierwelt geregelt. Afrika steht im Brennpunkt der Erörterungen, weil auf seinem Boden erdgeschichtlich alte Tierarten ein Refugium fanden und andererseits auf afrikanischem Boden Säugetiergruppen bis in unsere Zeit eine lebhafte stammesgeschichtliche Entfaltung erfuhren. Aus beiden Gruppen wurden in vergangenen Jahrzehnten Tierarten ausgerottet, ohne daß ein hinreichender Zwang aus dem Selbsterhaltungstrieb des Menschen zu rechtfertigen war. Unter den „alten" Tierarten war das Weiße Nashorn *Ceratotherium simum* in besonderer Gefahr. Schon im Jahre 1908 hatte dies die Provinz Natal erkannt, und unter den Augen der Öffentlichkeit tat sie alles, um diese Nashornart zu erhalten. Ihrem unermüdlichen biologisch wohlfundierten Einsatz ist es gelungen, den Bestand so zu mehren, daß die Art nicht nur in Natal als gesichert gelten kann; der Bestand ist so groß geworden, daß aus ihm die Wiederbesiedlung von Gebieten durchgeführt werden kann, die früher vom Weißen Nashorn bewohnt wurden, in denen es aber der Ausrottung zum Opfer fiel. In Würdigung dieser beispielhaften Leistung hat der Vorstand unserer Gesellschaft dem Administrator als dem Vorstand der Provinzverwaltung von Natal eine Urkunde übersandt, welche Dank und Anerkennung bezeugt. Die Urkunde wurde dem Natal-Park,

Game and Fish Reservation Board zur Aufbewahrung übergeben. Von Nordamerika ging jene wissenschaftliche Untermauerung des Naturschutzes aus, die heute zukunftweisend ist; denn nicht eine vielverbreitete sentimentale Betrachtung gibt dem Naturschutz Kraft und Bedeutung, sondern nur die nüchterne, aber biologisch fundierte Haltung, welche den vielleicht nicht ganz glücklichen Namen Wildlife Management erhielt. In solcher Ausrichtung haben wir auch in Deutschland den zoologischen Nachwuchs zu schulen, und ich hoffe, daß es Herrn Röhrs und mir gelingt, für Hannover und Kiel einen der führenden Universitätslehrer auf diesem Gebiet aus den USA zu gewinnen, damit er deutschen Studenten der Biologie eine Einführung in dieses bei uns vernachlässigte Gebiet der Zoologie, insbesondere der Säugetierkunde gibt. Auch in anderen Erdteilen und Ländern ist der Naturschutzgedanke lebendig; ich kann nicht alle Einzelheiten nennen. Aber da ich im Augenblick noch unter dem Eindruck einer Reise in die Sowjetunion stehe, liegt es nahe, die Erfolge dieses Landes bei der Saiga oder dem Elch zu nennen. Die Bestände des Elches werden seit 1945 durch Zählungen mit Flugzeugen kontrolliert, eine Methode, die in anderen Ländern erst sehr viel später zur Anwendung kam. In den Höhen des Kaukasus, im Naturschutzgebiet Lagodechi, konnte ich noch vor wenigen Tagen prächtige Bestände von *Capra cylindricornis,* ebenfalls eine bemerkenswerte und bedrohte Tierart, beobachten und bewundern. Wenn von der Erhaltung von Säugetierarten gesprochen wird, darf auch die Leistung der Zoologischen Gärten nicht vergessen werden, denen zweifellos die Erhaltung so interessanter Tierarten, wie dem Davidshirsch oder dem Przewalskipferd, zu danken ist.

In den Augen der Öffentlichkeit erscheint der Naturschutz besonders aktuell. Betrachten wir die Arbeit unserer Gesellschaft, wie sie die Vortragsfolge dieser Tage widerspiegelt, so scheint der Naturschutzgedanke zurückzutreten. Tatsächlich ist dies jedoch nicht der Fall: ein erfolgreicher Naturschutz bedarf exakter wissenschaftlicher Grundlagen, wenn er nicht in rein sentimentalen Formen versinken will. Immer wieder zeigt sich, daß unser Wissen über Säugetiere, auch Großsäuger, noch sehr lückenhaft ist, was einen erfolgreichen Naturschutz hemmt. Schon die Bestandsaufnahme ist noch nicht abgeschlossen, die Ernährungsbesonderheiten, die Standortbindungen, die Fortpflanzungsbiologie und die mit ihr eng zusammenhängende Populationsdynamik, das Verhalten und die Soziologie sind nur von wenigen Säugetieren und auch dann oft nur ungenügend bekannt. Das Wissen über die Anatomie und Physiologie der Säugetierarten gleicht einem noch weithin unbeackerten Feld. Auf allen diesen Gebieten sind Mitglieder der Gesellschaft bestrebt, die Lücken aufzufüllen und zur Bearbeitung der wichtigsten Probleme anzuhalten. Vielseitigkeit ist notwendig. Aus diesem Grunde hat der Vorstand auch davon abgesehen, Einzelgebiete in den Mittelpunkt der Tagung zu stellen, er hat sich vielmehr bemüht, recht heterogen erscheinende Vortragsthemen zu Gruppen zusammenzufassen und so der Vortragsfolge Ordnung trotz Mannigfaltigkeit zu geben.

Erkenntnisse der Säugetierkunde sind wichtig, um über ein Problem allgemeinen Interesses Klarheit zu gewinnen, nämlich über die Frage der Abstammungsgeschichte, der Evolution der Säugetiere und des Menschen. Wenn wir diese Aufgabe erfüllen wollen, benötigen wir noch viele Tatsachen, schon, um zu klaren Begriffsbildungen zu gelangen. Alte Grundbegriffe sind mit dem Fortschritt der Wissenschaft unsicher geworden, die die lebhafte Diskussion der letzten Jahre über die Frage: Was ist überhaupt eine Tierart? beweist. Wir kennzeichnen Tierarten durch Merkmale der Gestalt und Funktionen. Wohl sind diese Merkmale Ausdruck von Lebenserscheinungen, aber oft sind sie kein ausreichendes Mittel, um das Artsein sicher festzulegen. In dieser Sicht sind Haustiere von hohem theoretischen Interesse für die allgemeine Zoologie, weil sie höchst anschaulich machen, wie wandelbar Formen, wie veränderlich Funktionen innerhalb gleicher Art, ja innerhalb gleicher Zeugungslinie sein können. Darauf wies schon Darwin hin. Es muß also versucht werden, das Artsein in anderer Weise zu erfassen.

Bei solchem Streben leistet der biologische Artbegriff wichtige Hilfe, weil er die in der Natur vorkommende natürliche Fortpflanzungsgemeinschaft als Maßstab zugrunde legt. Von dieser biologischen Grundlage müssen wir zunächst ausgehen und von ihr aus versuchen, durch das Studium von Populationen, nicht nur von Individuen, die artkennzeichnenden Merkmalskombinate aus Anatomie, Physiologie, Entwicklungsgeschichte, Ethologie, Ökologie u. a. zu ermitteln. Dazu sind vielseitige Analysen mit vielfältigen Methoden notwendig. Die Arbeit muß getan werden, um fester begründete Einsichten über die Grundeinheit der zoologischen Systematik, die Art, zu erlangen, weil auf solchen Erkenntnissen jede allgemein zoologische Betrachtung aufbauen muß. Die klassische Systematik, welche einer reinen Ordnung von Gestalten dienen sollte, hat umzudenken, wenn sie weiterhin zu einem Verständnis des Lebens, der Tierwelt beitragen will. Am Lebendigen und nicht an toten Objekten, in der Natur und nicht an Museumsmaterial, in der freien Wildbahn und nicht im Laboratorium haben wir uns entscheidend zu orientieren, wenn wir Grundfragen der Systematik klären wollen. Als Hilfsmittel, zur Vororientierung, sind dabei die Museumsbestände ebenso wie die Ergebnisse von Experimenten von hohem Wert.

Diese Tatsachen machten mir auch die soeben beendete Reise durch die Sowjetunion wieder deutlich. Dr. GORGAS und ich arbeiteten in Museen, und wir besuchten den Lebensraum von Formen der Gattung *Capra*, deren systematische Bewertung noch unklar ist. Die Formen sind recht verschieden in einigen Merkmalen. In den Museen fanden wir Angaben, wonach *aegagrus* und *cylindricornis* im gleichen Gebiet nebeneinander wohnen. Danach hätten sie als Arten zu gelten. Erfahrene Freilandzoologen, denen die Tiere aus freier Wildbahn vertraut waren, berichteten dagegen, daß sie ökologisch vikariieren und sich im Grenzbereich freiwillig, wenngleich nicht häufig, paaren. Der phylogenetisch orientierte Systematiker hat nun zu prüfen, ob es sich um eine einheitliche biologische Art mit gestaltlich recht merkmalsverschiedenen Unterarten handelt, die aber in dem entscheidenden Punkt der sexuellen Affinität noch wesensgleich sind, oder ob die Gestaltunterschiede als Zeichen einer Artbildung zu erachten sind, bei der die sexuelle Affinität nicht erlosch. Für einen Säugetierkundler, der mit der starken innerartlichen Ausformung von Haustieren vertraut ist, erscheint die Bewertung als Unterarten denkmöglich. Für den Haustierforscher bietet auch die Tatsache nichts Erstaunliches, daß an verschiedenen Stellen des Verbreitungsgebietes der Gattung *Capra* gestaltlich recht ähnliche Formen auftreten, weil ihm die Erscheinungen der Pluripotenz vertraut sind. Sollten die Formen der Gattung *Capra* verschiedene Arten darstellen, würde der biologische Artbegriff zur Klärung des Artseins keine Allgemeingültigkeit beanspruchen können, trotzdem aber einen hohen Wert behalten. Zur jeweiligen Artumgrenzung würden jedoch Bewertungen erforderlich, die subjektive Unsicherheiten einschließen. Es ist zu erwägen, ob in solchen Fällen der Begriff Superspezies die phylogenetischen Sachverhalte treffend kennzeichnen kann, oder ob andere Bezeichnungen, z. B. der alte Begriff Gattung, der Beschreibung dienlicher sind.

Schon dies kleine Beispiel aus einem aktuellen Arbeitsbereich kann die Problematik und die Bedeutung der Begriffsbildung anschaulich machen. Klare Begriffe in allen Bereichen unseres Faches sind aber eine entscheidende Voraussetzung, wenn wir uns untereinander mit ausreichender Sicherheit verständlich machen wollen. Diese Voraussetzung müssen wir erfüllen, wenn wir unser inneres Anliegen, zu einem Verständnis des Lebens beizutragen, verantwortungsbewußt erfüllen wollen. Vor allem bedarf es der Erarbeitung von Tatsachen und der vielseitigen Diskussion ihrer Deutung im größeren Kreise oder im persönlichen Gespräch in aufgeschlossener Haltung. Diesem Ziele soll die Arbeit der nächsten Tage dienen. Ich erkläre die 40. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde als eröffnet.

Die 40. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. in Amsterdam

Vom 3. bis 7. Oktober 1966 wurde in Amsterdam die 40. Hauptversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde abgehalten. An der Tagung nahmen 119 Mitglieder und Freunde der Gesellschaft teil, darunter 46 Ausländer aus 13 Staaten.

Am 3. Oktober führte eine Exkursion mit 64 Teilnehmern nach Rotterdam zum Königlichen Zoologischen Tiergarten „Blijdorp". Die Exkursionsteilnehmer wurden in Rotterdam von Dr. A. C. V. van Bemmel begrüßt und waren zum Mittagessen Gäste der Direktion von Blijdorp. Am Abend trafen sich die Tagungsteilnehmer zum Begrüßungsabend im Aquarium der Königlichen Zoologischen Gesellschaft „Natura Artis Magistra" in Amsterdam, wo sie durch Dr. E. F. Jacobi begrüßt wurden. Am 4. Oktober begann die Tagung mit der Begrüßung der Teilnehmer durch den 1. Vorsitzenden, Prof. Dr. Dr. h. c. W. Herre sowie durch Stadtrat Dr. P. J. Koets als Vertreter des Gemeindevorstandes von Amsterdam, den Prorektor der Universität von Amsterdam, Prof. Dr. H. O. Huisman, den Dekan der Naturwissenschaftlichen Fakultät, Prof. Dr. A. Punt, den Vorsitzenden der Königlichen Zoologischen Gesellschaft „Natura Artis Magistra" Drs. W. F. Westermann und den Direktor des Zoologischen Laboratoriums, Prof. Dr. E. J. Slijper. Im Anschluß an die Begrüßung wurden die wissenschaftlichen Sitzungen abgehalten, in deren Verlauf 42 Vorträge gehalten (davon 28 von Ausländern) und 3 Filme gezeigt wurden. Am Nachmittag des 4. Oktober fand im Hörsaal des Zoologischen Laboratoriums die Geschäftssitzung für die Mitglieder der Gesellschaft statt. Am 5. Oktober waren die Tagungsteilnehmer von der Direkton des Zoologischen Gartens zum Lunch eingeladen. Nach dem Lunch wurde in Gruppen durch den Zoologischen Garten geführt. Am Nachmittag des 6. Oktober fand auf Einladung durch den Gemeindevorstand von Amsterdam eine Bootsfahrt auf den Grachten durch die Stadt und durch den Hafen statt.

Eine ganztägige Exkursion am 7. Oktober (68 Teilnehmer) führte nach Zeist (zum Zentral-Institut für Versuchstierzucht T. N. O. und zum Institut für Tierzüchtung und Tierernährung T. N. O.) und Harderwijk (Delphinarium der Verenigde Toeristenbedrijven N. V.). Die Heimfahrt nach Amsterdam über den Knardijk bildete den Abschluß der Tagung. Den Gastgebern, Prof. Dr. Slijper, Dr. Jacobi und Prof. Engel sowie ihren Mitarbeitern ist der Dank aller Teilnehmer für diese gelungene und inhaltsreiche Tagung gewiß.

Auszug aus dem Protokoll der Mitgliederversammlung der Deutschen Gesellschaft für Säugetierkunde e. V. anläßlich der 40. Hauptversammlung in Amsterdam am 4. Oktober 1966

Die Sitzung wurde um 17.00 Uhr durch den 1. Vorsitzenden, Herrn Herre, eröffnet. Anwesend waren 55 Mitglieder.

Zu Beginn der Sitzung gedachte die Versammlung der im Berichtsjahr verstorbenen Mitglieder:

Prof. Dr. J. Kälin
Martin Herberg

Für die Zeit vom 1. 1. 1967 bis zum 31. 12. 1971 wurde ein neuer Vorstand gewählt. Gemäß § 11 der Satzung erfolgte die Wahl der Vorstandsmitglieder einzeln, schriftlich und geheim. Gewählt wurden:

1. Vorsitzender: Herr STARCK
2. Vorsitzender: Herr DATHE
3. Vorsitzender: Herr VAN BEMMEL
Beisitzer: Herr FRICK
Geschäftsführer: Herr KLÖS
Schriftführer: Herr KUHN
Schatzmeister: Herr SCHLAWE

Aus dem Geschäftsbericht: Im Berichtsjahr erschien der Band 30 der Zeitschrift für Säugetierkunde. Am 30. 9. 1966 waren 571 ordentliche Mitglieder eingetragen, das sind 33 mehr als am 30. 9. 1965.

In Vertretung von Herrn SCHLAWE erstattet Herr POHLE den Kassenbericht über das Geschäftsjahr 1965 und anschließend den Bericht der Kassenprüfer. Auf Anträge von Herrn POHLE wird zunächst der Schatzmeister, dann der Gesamtvorstand für das Geschäftsjahr 1965 einstimmig entlastet.

Die Mitgliederbeiträge werden für das Geschäftsjahr 1967 um 5,— DM erhöht. Der Jahresbeitrag beträgt somit für 1967 30,— DM bzw. 15,— DM für Studenten und Schüler.

Auf Vorschlag des Vorstandes nimmt die Versammlung für die Jahreshauptversammlung 1967 eine Einladung von Herrn EISENTRAUT nach Bonn an. Der Vorstand wird jedoch ermächtigt, bei Terminschwierigkeiten einer Einladung von Herrn RÖHRS nach Hannover Folge zu leisten.

Die Sitzung wurde um 18.15 Uhr geschlossen. H. BOHLKEN, Kiel

Berichtigungen zu den Bänden 30 (1965) und 31 (1966)

Zu ESSAPIAN: "Some observations on body flexibility of bottle-nosed dolphins *Tursiops truncatus,* in captivity" Bd. 30 (1965), H. 3.

Page	Line	It appears	It should read
136	2 from bottom	had	has
137	9 from above	others	other
139	22 from bottom	the adroitly	he adroitly
141	6/7 from bottom	Rokking	Rocking
144	4 from bottom	Kitoobraznvc	Kitoobraznye
144	last line	3251	3257

Zu POGLAYEN-NEUWALL: „Gefangenschaftsbeobachtungen an Makibären *(Bassaricyon* Allen, 1876)". Bd. 30 (1965), H. 6.
p. 331, Zeile 14 von oben, lies „laufende Vaginalöffnung. Die Vulva . . ."
p. 360, Zeile 23 von oben, lies „Streckbuckel (Drohbuckel?) und . . ."

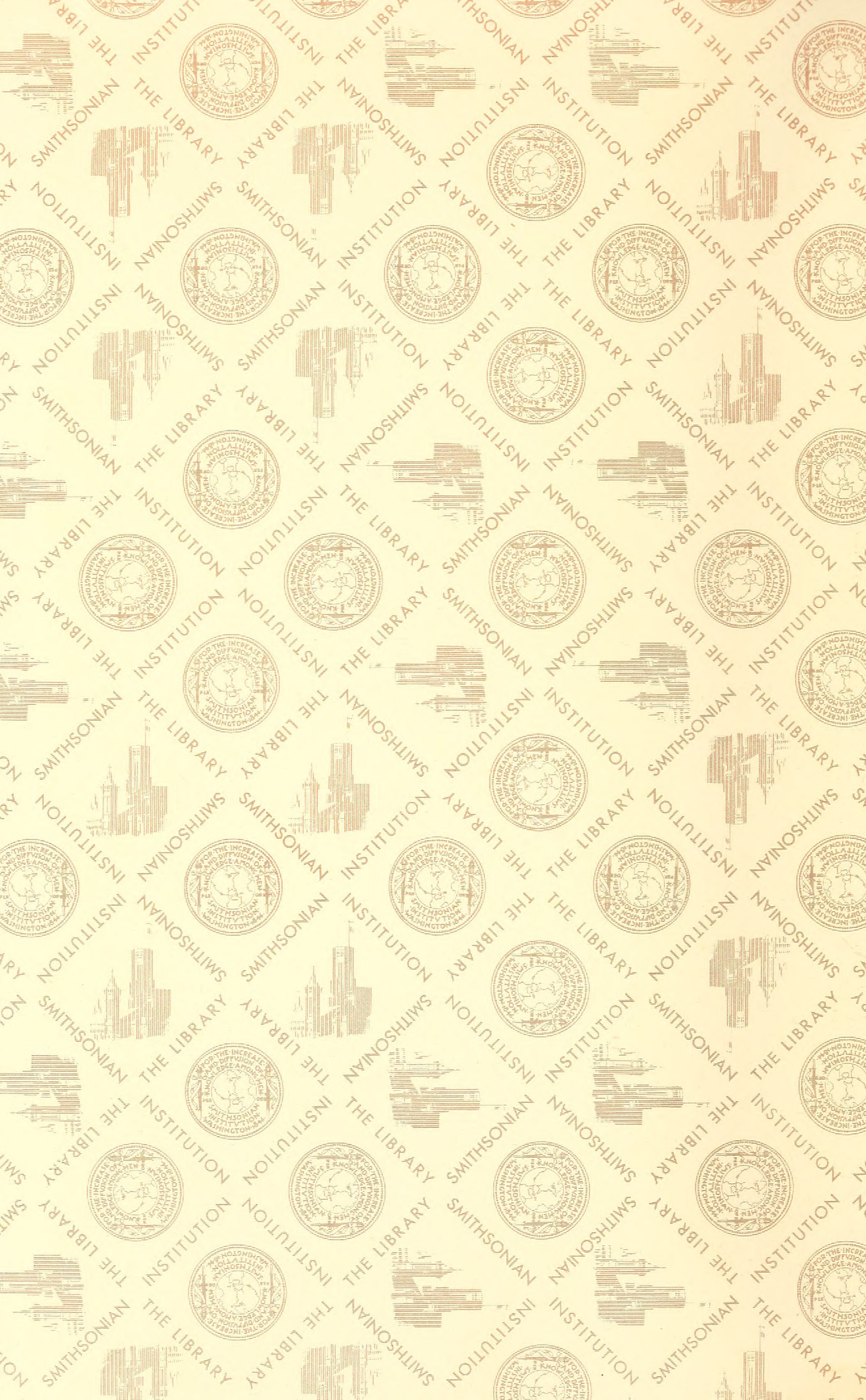
Zu HERSHKOVITZ: "South American Swamp and Fossorial Rats of the Scapteromyine Group *(Cricetinae, Muridae)* with Comments on the Glans Penis in Murid Taxonomy." Bd. 31 (1966), H. 2.
p. 110, between Rio de Oro and BRAZIL (lines 12 and 13) insert *fronto.*
p. 116, line 10 from bottom: change *Scapteromys* to *Kunsia* to read *Kunsia fronto chacoensis* Gyldenstolpe.
p. 122, line 8 from bottom: change *Scapteromys* to *Kunsia* to read *Kunsia tomentosus principalis* Lund.
p. 149, bottom, add: *Authors address:* Dr. PHILIP HERSHKOVITZ, Field Museum of Natural History, Chicago, Illinois, 60605, U.S.A.

Zu SCHENKEL: "On sociology and behaviour in impalas *(Aepyceros melampus suara* Matchie)" Bd. 31 (1966), H. 3.
p. 196, Zeile 4 nach Tabelle III muß lauten: "A dominant male herding more than 100 females, tried to keep a neighbouring . . ."








THE LIBRARY
SMITHSONIAN INSTITUTION
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846


SMITHSONIAN INSTITUTION
THE LIBRARY
FOR THE INCREASE AND DIFFUSION OF KNOWLEDGE AMONG MEN
SMITHSONIAN INSTITUTION WASHINGTON 1846
BOUND BY
HM

